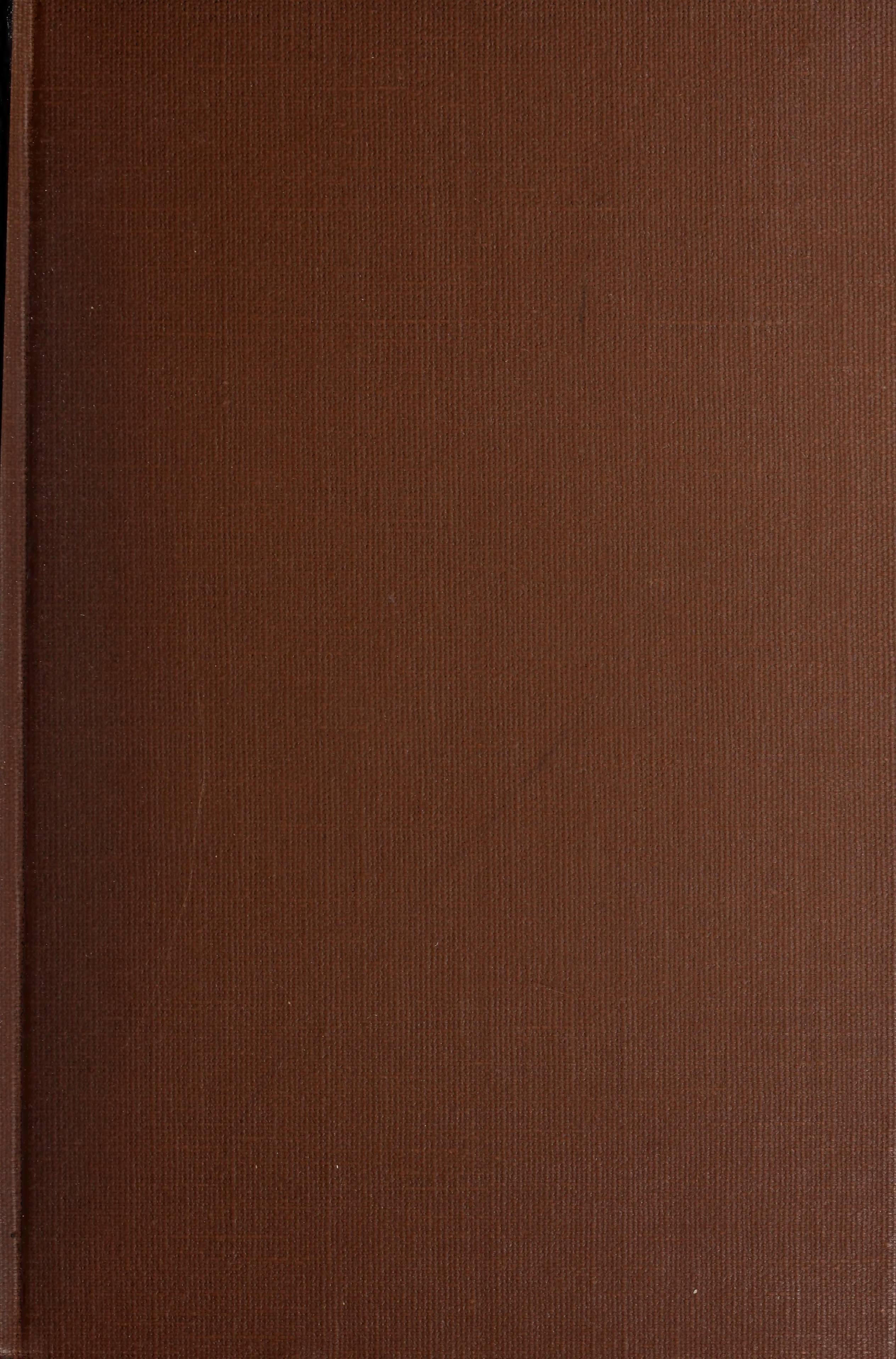



SMITHSONIAN INSTITUTION LIBRARIES
SMITHSONIAN INSTITUTION WASHINGTON D.C.



C 22209 F

ZEITSCHRIFT FÜR SÄUGETIERKUNDE

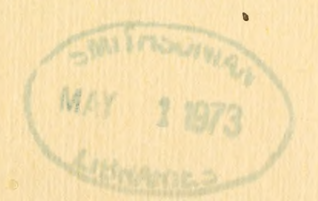
ORGAN DER DEUTSCHEN GESELLSCHAFT FÜR SÄUGETIERKUNDE

38. BAND · HEFT 1

März 1973



VERLAG PAUL PAREY · HAMBURG UND BERLIN



Inhalt

Die „Zeitschrift für Säugetierkunde" veröffentlicht Originalarbeiten aus dem Gesamtgebiet der Säugetierkunde, ferner Einzel- und Sammelreferate, Besprechungen der wichtigsten internationalen Literatur, kleine Mitteilungen und die Bekanntmachungen der „Deutschen Gesellschaft für Säugetierkunde", deren alleiniges Organ sie gleichzeitig ist. Die Veröffentlichungen erfolgen in deutscher, englischer oder französischer Originalfassung mit Zusammenfassung in mindestens zwei Sprachen.

Herausgeberschaft und Schriftleitung: Manuskriptsendungen sind zu richten an die Schriftleitung, z. Hd. Herrn Prof. Dr. Manfred Röhrs, Institut für Zoologie der Tierärztlichen Hochschule, 3000 Hannover, Bischofsholer Damm 15. Korrekturfahnen bitten wir z. Hd. Herrn Prof. Dr. Harald Schliemann, Zoologisches Institut und Zoologisches Museum der Universität, 2000 Hamburg 13, Papendamm 3, zurückzusenden.

Manuskripte: Es wird gebeten, die Manuskripte möglichst mit Schreibmaschine und nur einseitig zu beschreiben. Photographische Abbildungsvorlagen müssen so beschaffen sein, daß sie eine kontrastreiche Wiedergabe ermöglichen. Von der Beigabe umfangreicher Tabellen soll abgesehen werden. Alle dem Manuskript beiliegenden Unterlagen, wie Photographien, Zeichnungen, Tabellen sollen auf der Rückseite mit dem Namen des Verfassers und dem Titel des Beitrages versehen sein. Bei Abbildungen aus bereits erfolgten Veröffentlichungen ist eine genaue Quellenangabe erforderlich. Jeder Originalarbeit ist eine Zusammenfassung der wichtigsten Ergebnisse von wenigen Zeilen in deutscher und englischer Sprache sowie eine englische Übersetzung des Titels anzufügen. Mit der Annahme des Manuskriptes erwirbt der Verlag das ausschließliche Verlagsrecht, und zwar auch für etwaige spätere Vervielfältigungen durch Nachdruck oder durch andere Verfahren wie Photokopie, Mikrokopie, Xerographie, Speicherung in Datenverarbeitungsanlagen u. a. Der Verlag ist berechtigt, das Vervielfältigungsrecht an Dritte zu vergeben und die Lizenzgebühren im Namen des Verfassers geltend zu machen und nach Maßgabe des zwischen der Inkassostelle für urheberrechtliche Vervielfältigungsgebühren und dem Bundesverband der Deutschen Industrie abgeschlossenen Gesamtvertrages vom 15. 7. 1970 zu behandeln.

Sonderdrucke: An Stelle einer Unkostenvergütung erhalten die Verfasser von Originalbeiträgen und Sammelreferaten 50 unberechnete Sonderdrucke. Mehrbedarf steht gegen Berechnung zur Verfügung, jedoch muß die Bestellung spätestens mit der Rücksendung der Korrekturfahnen erfolgen.

Erscheinungsweise und Bezugspreis: Die Zeitschrift erscheint alle 2 Monate; 6 Hefte bilden einen Band; jedes Heft umfaßt 4 Druckbogen. Der Abonnementspreis beträgt je Band 115,— DM zuzügl. amtl. Postgebühren. Das Abonnement verpflichtet zur Abnahme eines ganzen Bandes. Es verlängert sich stillschweigend, wenn nicht unmittelbar nach Erhalt des letzten Heftes eines Bandes Abbestellung erfolgt. Einzelbezugspreis der Hefte: 21,— DM. Die Preise verstehen sich im Inland einschließlich Mehrwertsteuer. Die Zeitschrift kann bei jeder Buchhandlung oder beim Verlag Paul Parey, Hamburg 1, Spitalerstraße 12, bestellt werden.
Die Mitglieder der „Deutschen Gesellschaft für Säugetierkunde" erhalten die Zeitschrift unberechnet im Rahmen des Mitgliedsbeitrages.

Z. Säugetierkunde 38 (1973), H. 1, S. 1—64

Beiträge zur Biologie der Fransenfledermäuse
(*Myotis nattereri* Kuhl, 1818)[1]

Von Günter Laufens

Aus dem Zoologischen Institut der Universität Köln,
Lehrstuhl für experimentelle Morphologie

Eingang des Ms. 18. 7. 1972

1. Einleitung

Im Rahmen von Untersuchungen zur Aktivitätsperiodik dunkelaktiver Säuger ergab sich die Notwendigkeit, mehrjährige Beobachtungen zur Lebensweise von Fransenfledermäusen, *Myotis natteri* Kuhl, 1818, durchzuführen. Einige dieser Beobachtungen sind möglicherweise geeignet, auch die Lebensweise verwandter Arten besser zu verstehen.

Im folgenden sollen im ersten Teil Beobachtungen zum Verhalten beim Aus- und Einflug, Quartierwechsel und morgendlichen Heimfindevermögen beschrieben werden; im zweiten Teil sind einige Ergebnisse zum nächtlichen Rückflugverhalten einer Wochenstubenkolonie zusammengestellt.

2. Material und Methode

Untersuchungsort

Alle Beobachtungen und Untersuchungen wurden im Forstrevier Gehlert bei Hachenburg im Oberwesterwald durchgeführt. Die untersuchten Tiere benutzen dort seit vielen Jahren zahlreiche Nist- bzw. Fledermauskästen als Tagesquartiere. Bei gelegentlichen Kontrollen wurde festgestellt, daß es sich nahezu ausschließlich um Weibchenkolonien handelt.

Untersuchungsmethoden

Bei den meisten Waldfledermäusen sind Augenbeobachtungen allenfalls während der Dämmerung möglich. Dies gilt im besonderen Maße für die im Vergleich zu vielen verwandten Arten, z. B. Mausohren oder Bechsteinfledermäusen, relativ spät ausfliegenden Fransenfledermäuse. Aussagen über die nächtlichen Ein- und Ausflüge in das Tagesquartier sind daher nur mit Hilfe automatisch arbeitender Kontrolleinrichtungen möglich.
Diese sollten:
a. so konstruiert und an den Nisthöhlen angebracht sein, daß eine Beeinflussung der Fledermäuse so gering wie möglich bleibt,
b. eine störungsfreie Bedienung zulassen,
c. sich in kurzer Zeit auf- und abbauen lassen, da bei vielen Fledermausarten ein häufiger Quartierwechsel stattfindet (Löhrl 1955).
Derartigen Anforderungen genügen, wie noch gezeigt werden wird, die bereits bei Stierhof (1963), Böhme und Natuschke (1967), Engländer und Laufens (1968) und Laufens (1969) beschriebenen Doppellichtschranken mit Infrarotfiltern.

[1] Herrn Prof. Dr. Engländer danke ich für anregende Diskussionen und vielfache Unterstützung bei dieser Arbeit.

Z. Säugetierkunde 38 (1973) 1—14

Die zu den Lichtschrankensystemen gehörenden sowie weitere Registriergeräte (Kielmann und Laufens 1968) wurden in einem ca. 60—100 m entfernt stehenden Kleinbus untergebracht.

Diese Art der Unterbringung hat u. a. den Vorteil, daß viele Apparaturen, die durch Eigenbetrieb und Bedienung Störungen verursachen könnten, sich außerhalb des Versuchsfeldes befinden und zudem bei Quartierwechseln bequem an den neuen Untersuchungsort befördert werden können.

3. Beobachtungen zum Verhalten

Ausflug

Alle Fransenfledermäuse fliegen abends sofort nach dem Erscheinen im Flugloch aus, ohne sich dort länger aufzuhalten. Durch diese umgehenden Abflüge vom Flugloch wird die Doppellichtschranke in allen Fällen so gesteuert, daß eine eindeutige, ablesbare Registrierung für den Ausflug erhalten wird.

Beim Abflug vom Fluglochrand lassen sich die Fransenfledermäuse dann meist ohne merkliche Flügelbetätigung vom Fluglochrand 1—2 m schräg nach vorne herunterfallen. Danach ziehen sie in einem Bogen hoch, um dann, bevor sie endgültig wegfliegen, zunächst ein oder mehrere Male den Ausflugskasten zu umkreisen. Nach den Versuchen von Möhres und Zu Öttingen-Spielberg (1949) könnte es sich bei diesen Umflügen um einen Bestandteil der Ortseinprägung zum Aufbau einer „Raumorientierung" handeln.

Auffällig gleichartig ist das Flugverhalten und die Flugrichtung aller Tiere an solchen Kästen, die durch eine besondere Lage, z. B. auf einer Lichtung, gekennzeichnet sind. Es ist wahrscheinlich, daß sie sich dann innerhalb ihres Raumbildes auf eingeflogenen, bekannten „Flugschneisen" (Möhres und Zu Öttingen-Spielberg 1949; Eisentraut 1952; Nyholm 1965) bewegen.

Einflug

Vor jedem Einflug umkreisen alle Tiere mehrmals in verschiedenen Höhen und verschieden großen Radien (bis zu ca. 40 m) den betreffenden Kasten. Nach mehreren solchen Umflügen „steigen" sie, sobald sie sich in der Richtung des Flugloches befinden, von unten her bis kurz vor oder an und schließlich auch häufig in das Flugloch hoch. Am Fluglochrand oder im Flugloch verweilen sie dann kurz, fliegen aber schließlich wieder ab und das Ganze beginnt von vorn. Dieses Verhalten ist von eventuell vorhandenen Kontrollapparaturen völlig unabhängig. Es ändert sich auch nicht, wenn sich schon einige Tiere innerhalb des Kastens aufhalten. Auch wenn sich eine kleinere Gruppe von Fransenfledermäusen am Einflugskasten angesammelt hat und einzufliegen versucht, zeigt mehr oder weniger jedes Tier die Umflüge und führt auch mehrere Anflüge an den Kasten unter oder in das Flugloch aus. Gelegentlich kann man beobachten, daß einem aus einer Gruppe eingeflogenen Tier kurzfristig ein zweites oder drittes Tier folgt. Dieses Verhalten ist jedoch nicht die Regel.

Für eine Auswertung der Registrierstreifen der Doppellichtschranke ist die Kenntnis dieses Flugverhaltens besonders wichtig. Denn dem Einflug eines Tieres entspricht durch die vorangehenden Anflüge an das Flugloch immer eine bestimmte Gruppe eng nebeneinander liegender Registrierungen. Im Falle des morgendlichen Gesamteinfluges der Kolonie ist dadurch die genaue Erkennung einzelner Einflüge nur annähernd möglich.

Quartierwechsel und morgendliches Heimfindevermögen

Es ist bekannt, daß verschiedene Fledermausarten jahrelang immer wieder die gleichen Sommer- und Winterquartiere aufsuchen. Dies trifft auch für die hier untersuchten

Fransenfledermäuse zu: Innerhalb des beschriebenen großen Waldgebietes mit zahlreichen Regionen dicht hängender Nist- und Fledermauskästen wandern, wie Beringungsversuche zeigten, Tiere derselben Kolonie jahrelang stets in das gleiche Gebiet ein. In diesem Gebiet wiederum fliegen die Tiere oft sogar mehrere Jahre nacheinander bei ihrem ersten Erscheinen nach dem Winter in denselben Kasten ein, obwohl zu dieser Zeit auch andere Kästen zur Verfügung gestanden hätten. Gewöhnlich treffen die ersten Tiere zwischen Anfang und Mitte Mai ein.

Im weiteren Verlauf des Sommers wechseln die Fransenfledermäuse dann innerhalb ihrer Jagdreviere ständig in neue Tagesquartiere, oft über mehr als einen Kilometer Entfernung.

Es ist festzustellen, daß diese Quartierwechsel bei Fransenfledermäusen als arttypisches Verhalten angesehen werden müssen. Denn:

1. Die Quartierwechsel finden in gleichem Ausmaß auch in Jahren statt, in denen keine Aktivitätsuntersuchungen durchgeführt wurden.
2. Die untersuchten Tiere fliegen sehr häufig aus einem Kasten, an dem keinerlei Untersuchungen oder Störungen stattgefunden hatten, in einen Kasten, an dem alle Kontrollapparaturen aufgebaut waren.

Diese Beobachtungen dienen u. a. auch als Hinweise dafür, daß durch die beschriebenen Apparaturen keine wesentlichen Störungen verursacht werden.

Die Zahl der Quartierwechsel ist in den verschiedenen Monaten recht unterschiedlich. Alle Untersuchungsjahre stimmen jedoch darin überein, daß die Quartiere im Mai und Oktober am wenigsten, im August dagegen mit Abstand am häufigsten gewechselt werden (Abb. 1). Eine merkbare Einschränkung der Kastenwechsel durch die Wochenstubenzeit im Juni und Juli ist nicht festzustellen.

Die auffällig wenigen Quartierwechsel im Mai erklären sich im wesentlichen durch die relativ geringe Auswahl an Kästen. Denn zu dieser Zeit sind nahezu alle Kästen von brütenden Vögeln besetzt. Eine Einschränkung der Quartierwechsel im Mai fanden auch aus ähnlichen Gründen SLUITER und VAN HEERDT (1966) für *Nyctalus noctula* (Schreber).

Die ununterbrochene Aufenthaltsdauer in ein und demselben Quartier schwankt zwischen 1—16 Tagen. Meist bleiben die Tiere zwischen 1—4 Tagen im gleichen Kasten. Nur in den ersten Quartieren im Frühsommer und vor allem im letzten Quartier während des Herbstes halten sich die Tiere auffällig länger, u. U. etwa 2—3 Wochen auf, so daß hierdurch die wenigen Quartierwechsel im Mai und Oktober verständlich werden.

Stellt man die Wanderungen eines Sommers

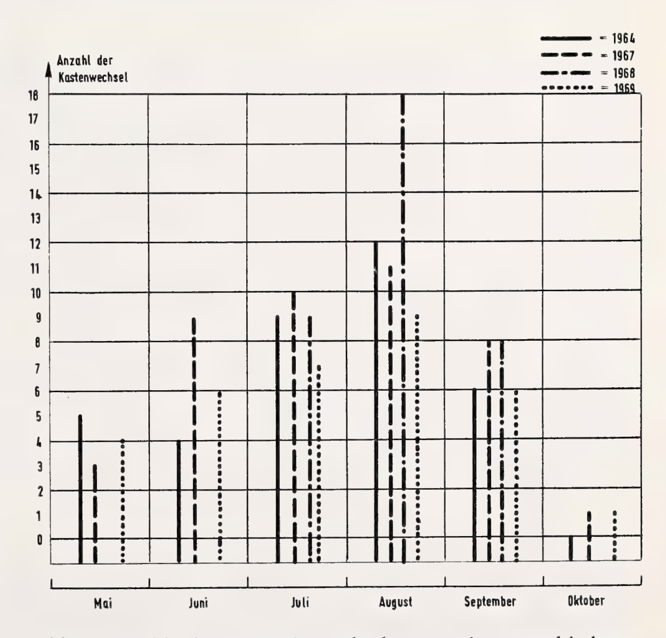


Abb. 1. Zahl der Quartierwechsel von vier verschiedenen Fransenfledermauskolonien im Verlauf des Sommers. Ordinate: Quartierwechsel/Monat; Abszisse: Monate

und die dabei zurückgelegten Entfernungen zusammen, so erkennt man, daß in allen Versuchsjahren nach einer im Verlauf des Jahres mehr oder weniger gleich bleibenden Tageszahl das Qartier über eine größere Entfernung (ca. 1—2 km) gewechselt wird. Das heißt zum Beispiel, daß 1964 nach 9—11 Tagen, 1967 nach 4—6 Tagen etc. ein Tagesquartier in einer weiter entfernten Region von der jeweiligen Kolonie aufgesucht wurde oder zumindest ein neues Quartier innerhalb eines der Hauptgebiete neu angeflogen wurde. Die folgende Tabelle gibt hierüber eine Übersicht:

Jahr	Zahl der Tiere	Anzahl der Quartierwechsel	davon in verschiedene Gebiete über längere Strecken	Aufenthalt in diesen Hauptgebieten
1964	15—30	36	41 %	10—11 Tage
1967	6	ca. 41—42	34 %	4— 6 Tage
1968	4	ca. 34	23,5 %	3— 4 Tage
1969	2	ca. 33	15,1 %	6—10 Tage

Nach der vorangegangenen Zusammenstellung hat es den Anschein, daß die Häufigkeit, mit der weiter voneinander entfernt liegende Jagdgebiete (1—2 km) aufgesucht werden, in einem Zusammenhang mit der jeweiligen Größe der Population steht. 1964 (15—30 Tiere) wurden nahezu alle 10—11 Tage hintereinander drei Jagdgebiete angeflogen. Insgesamt fanden ungefähr 41 % der Quartierwechsel in diese Jagdgebiete statt. Im Verlauf der 10 Tage kam es dann häufig innerhalb dieser Hauptjagdgebiete nochmals zu weiteren Quartierwechseln.

1969 (2 Tiere) dagegen wechselten die Tiere ihre Quartiere nahezu nur in einem dieser Hauptgebiete.

Eine Zwischenstellung nehmen hier die Jahre 1967 (6 Tiere) und 1968 (4 Tiere) ein.

Das Weiterziehen in ein solches weiter entferntes Revier geht bei einer größeren Kolonie in der Regel so vor sich, daß zunächst nur ein kleiner Teil der Kolonie in das neue Jagdgebiet vorausfliegt. Der Rest bleibt währenddessen noch einige Zeit im alten Revier und wandert dort eventuell noch umher. Die Anzahl dieser Tiere nimmt dann aber an den folgenden Tagen langsam ab, weil mehr und mehr Tiere den schon abgewanderten Tieren nachfolgen.

Ein bis zwei Tage später ziehen dann die ersten Tiere wieder weiter in das nächste Jagdrevier.

Verfolgt man, welche Kästen bei Quartierwechseln im Laufe eines Jahres aufgesucht werden, so ergibt sich folgender Zusammenhang:

Jahr	Zahl der Tiere	Anzahl der Kastenwechsel	davon in jeweils verschiedene Kästen
1964	ca. 15—30	36	77,7 %
1967	6	41	58,7 %
1968	4	34	55,8 %
1969	2	ca. 33	48,4 %

Nach der obigen Zusammenstellung werden bei allen Quartierwechseln überwiegend solche Kästen angeflogen, die im betreffenden Jahr vorher noch nicht als Tagesquartier gedient hatten. Die Notwendigkeit, solche vorher noch nicht benutzten

Kästen aufzusuchen, könnte dabei wiederum in einer Beziehung zur Koloniegröße stehen.

Noch ein weiteres, mit den Quartierwechseln zusammenhängendes Verhalten ist sehr auffällig. Die Aktivitätsregistrierungen zeigen eindeutig, daß die neuen Quartiere von den weitaus meisten Tieren erst morgens zur sonst üblichen Einflugszeit gesucht werden. So sieht man im Falle eines Quartierwechsels zur Einflugszeit am Ausflugskasten stets Tiere, die diesen noch mehrmals umfliegen und andere, die sogar kurz einfliegen, dann aber dort wieder ausfliegen.

Bemerkenswert ist, daß trotzdem alle Tiere in relativ kurzer Zeit den neuen Kasten finden. In einem Falle z. B., in dem Tiere aus einem unbekannten Quartier in einen Versuchskasten einflogen, betrug die Gesamteinflugszeit für 22 Tiere etwa 23 Minuten. Diese Zeit ist relativ kurz, da theoretisch ca. 60—70 Kästen und noch zahlreiche Baumhöhlen in einem Gebiet von ca. 1,8 bis 2,0 qkm in Frage kommen könnten.

Am einfachsten läßt sich diese Erscheinung verstehen, wenn man beim Rückflug als Orientierungshilfe einen intensiven sozialen Kontakt der Tiere untereinander annimmt. Folgende Beobachtungen könnten diese Hypothese stützen:

Befinden sich einige Fransenfledermäuse in einem bestimmten Quartier und aus einem anderen Jagdgebiet fliegen weitere Fransenfledermäuse in dasselbe Gebiet ein, so fliegen diese zuerst meist den bereits mit einigen Tieren bezogenen Kasten an, bevor sie sich ein eigenes Quartier suchen.

Vertauscht man tagsüber den Ausflugskasten mit einem vom Einflugskasten ca. 250 m entfernten anderen Kasten, so finden die Rückflüge während der Nacht 12mal mehr zu dem Kasten statt, aus dem sie tatsächlich ausgeflogen sind und in dem sich nachts zu fast allen Zeiten (siehe Abschnitt 4) Tiere aufhielten und nicht zum ehemaligen alten Einflugsort. Dieser Versuch wurde zweimal mit nahezu dem gleichen Ergebnis durchgeführt.

4. Nächtliche Rückflüge einer Fransenfledermauskolonie zum Tagesquartier

Die durch die Doppellichtschranken erhaltene Unterscheidung zwischen Aus- und Einflügen sollte einen ungefähren Einblick in die nächtliche Aktivität der Fransenfledermäuse im Verlauf des Sommerhalbjahres ermöglichen. „Ungefähr" deshalb, weil eventuelle nächtliche Ruhepausen außerhalb des Tagesquartiers, z. B. in anderen Höhlen, erst mit größerem technischen Aufwand erfaßt werden könnten.

Ob nun Fransenfledermäuse eventuelle Ruhepausen überhaupt im Nistkasten verbringen, hängt vor allem davon ab, ob die betreffende Kolonie eine typische Wochenstubenkolonie mit Jungtieren oder aber eine andersartig zusammengesetzte Kolonie ist. Denn in allen Jahren, in denen Fransenfledermausgruppen untersucht wurden, die keine Jungtiere enthielten, blieben Rückflüge während der Nacht in das jeweilige Tagesquartier seltene Ausnahmefälle. Nur im Falle einer Wochenstubenkolonie mit Jungtieren fliegen also Fransenfledermäuse im Sommer häufiger zur vorübergehenden Ruhe nachts in das jeweilige Tagesquartier zurück. Im folgenden soll das Aktivitätsverhalten einer solchen Kolonie beschrieben werden.

Auswertungsmethode der Diagramme

Wenn Tiere während der Nacht in den Kasten einfliegen, verringert sich dadurch die lokomotorische Gesamtaktivität der Kolonie. Insofern kann die Anzahl der jeweils ruhenden Tiere im Verhältnis zu den draußen aktiven Tieren als Aktivitätsmaß der Kolonie angesehen werden. Der niedrigste Aktivitätswert ist erreicht, wenn sich alle

Tiere im Kasten befinden, der höchstmögliche setzt sich aus der Aktivität aller Tiere zusammen und ist erreicht, wenn alle Tiere ausgeflogen sind. Die genaue Zahl der aktiven und ruhenden Tiere läßt sich nach folgenden Gesichtspunkten ermitteln:

1. Abends fliegen fast immer alle Tiere hintereinander aus, so daß die Höchstzahl der Tiere bekannt ist. Diese Zahl wird als Höchstwert der Aktivität (= 100 %) festgelegt.
2. Dieser Höchstwert wird um den Prozentsatz der zur Ruhe eingeflogenen Tiere vermindert. Dazu teilt man zur besseren Übersicht die Nacht in Einheiten von jeweils fünf Minuten auf. Für jede dieser Zeiteinheiten wird dann die Zahl der Ein- und Ausflüge sowie deren Differenz ermittelt. Zum Beispiel würde bei fünf Einflügen und drei Ausflügen der vorangehende Wert um zwei Einheiten vermindert. Bei dieser Auswertung könnten Fehler durch die Schwierigkeit der Deutung von Einflugsregistrierungen (Abschnitt 3) entstehen. Hier gilt als Hilfe, daß zu keiner Zeiteinheit mehr Tiere ausfliegen können als vorher eingeflogen sind.
3. Die erhaltenen Ergebnisse können in einigen Fällen mit Hilfe stichprobenartig durchgeführter Kontrollen überprüft werden.

Aktivitätsmuster einer Wochenstubenkolonie im Laufe des Sommerhalbjahres

Die hier untersuchte Wochenstubenkolonie bestand aus ca. 25 Weibchen, von denen der überwiegende Teil trächtig war.

Juni

Anfang Juni erscheint das Aktivitätsmuster dieser Kolonie in einem nahezu geschlossenen „Block“ von annähernd 100 % (Abb. 2). Eine Ausnahme bildet nur der Zeitraum zwischen 23.00 und 0.40 h. Während dieser Zeit halten sich entweder 1—2 Tiere im Kasten auf oder einige Tiere fliegen nur vorübergehend für kurze Zeit zurück.

Ende Juni bis Anfang Juli (24. 6. — 15. 7.)

Gegenüber den vorangehenden Tagen nimmt Ende Juni (in der genannten Zeit) die Aktivität weiter ab. Insbesondere zwischen 22.00 — 0.20 h und 1.20 — 2.10 h wird die Aktivität zeitweise um ca. 20 — 30 % vermindert (Abb. 3).

Mitte Juli bis Ende Juli

Mitte bis Ende Juli tritt nicht mehr wie im vorhergehenden Zeitabschnitt ein Mittelmaximum auf. Dadurch entsteht in der Zeit um Mitternacht ein großes Aktivitätsminimum. Tiefe und Breite dieses Minimums schwanken von Tag zu Tag bis zu minimal 35 %, d. h., daß dann nur 35 % der Tiere aktiv sind (Abb. 4). Diese starke Aktivitätsminderung drückt sich zusätzlich in der Gesamtdauer des Minimums aus: 100 % Aktivität findet man häufig nur noch 10—20 Minuten zu Beginn der Aktivitätsperiode und 30—40 Minuten am Ende der Periode.

Zu Beginn dieser Juliperiode ist das Minimum außerdem häufig gegen das Ende der Aktivitätsperiode zeitverschoben, so daß die Aktivität in der ersten Hälfte der Periode größer ist als in der zweiten.

31. Juli bis 8. August

Während der ersten Augustwoche steigt die Aktivität wieder merkbar an, insbesondere nimmt die Zeitdauer der beiden Aktivitätsmaxima ständig zu.

Mitte August bis Mitte September

Ab 15. August erscheint die Aktivität wieder nahezu unvermindert, d. h. Rückflüge in den Kasten treten nur noch vereinzelt zwischen 23.00 und 24.00 h sowie zwischen 1.00 und 2.00 h auf (Abb. 5).

Ende September bis Mitte Oktober

Ende September fällt die Gesamtaktivität der Kolonie zeitweise schon nach Mitternacht, häufig aber ab 3.00 h ab. Dieser Abfall erfolgt bei den einzelnen Tieren individuell verschieden, so daß ein allmählich stufenförmiger Abfall der Aktivität bis zum Einflug des letzten Tieres nach 5.00 h festzustellen ist (Abb. 6).

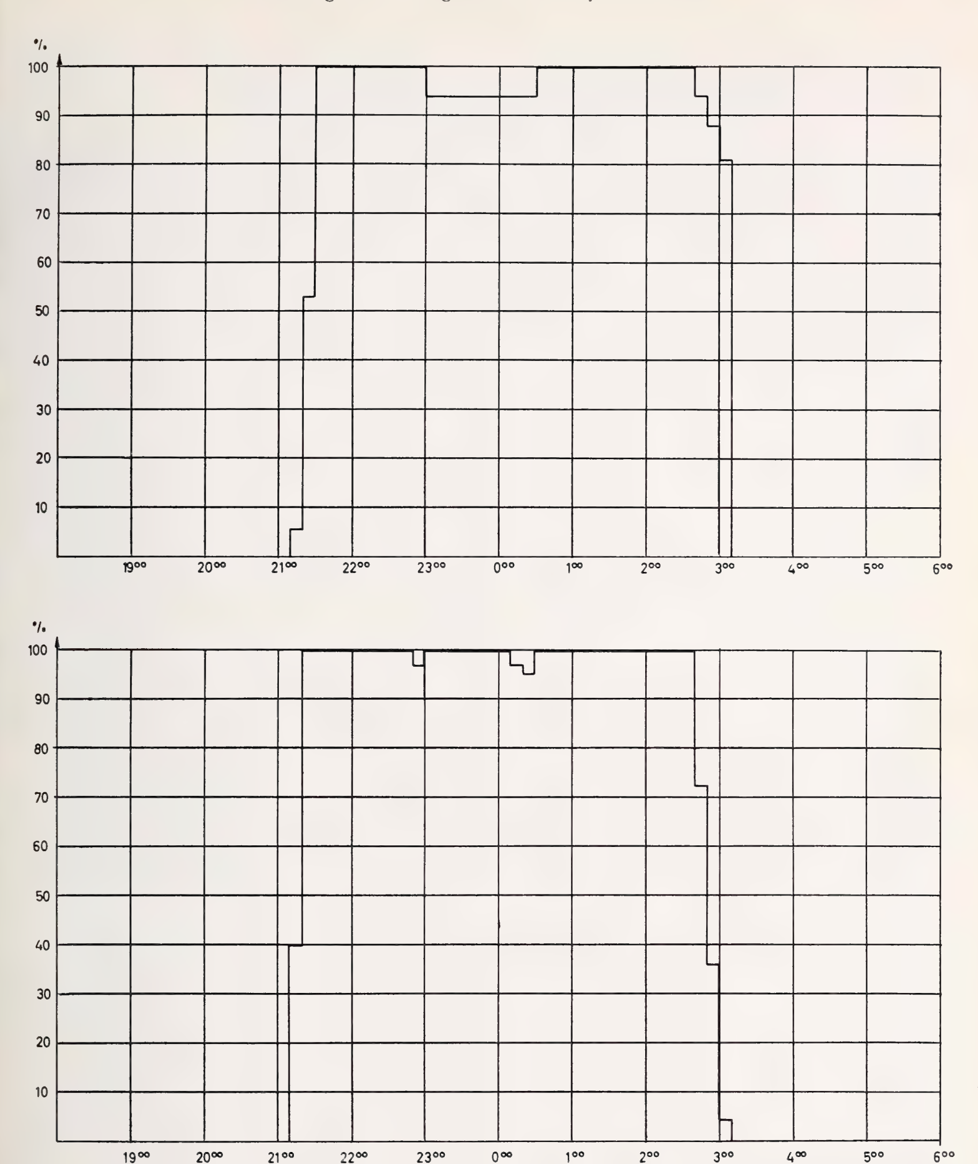
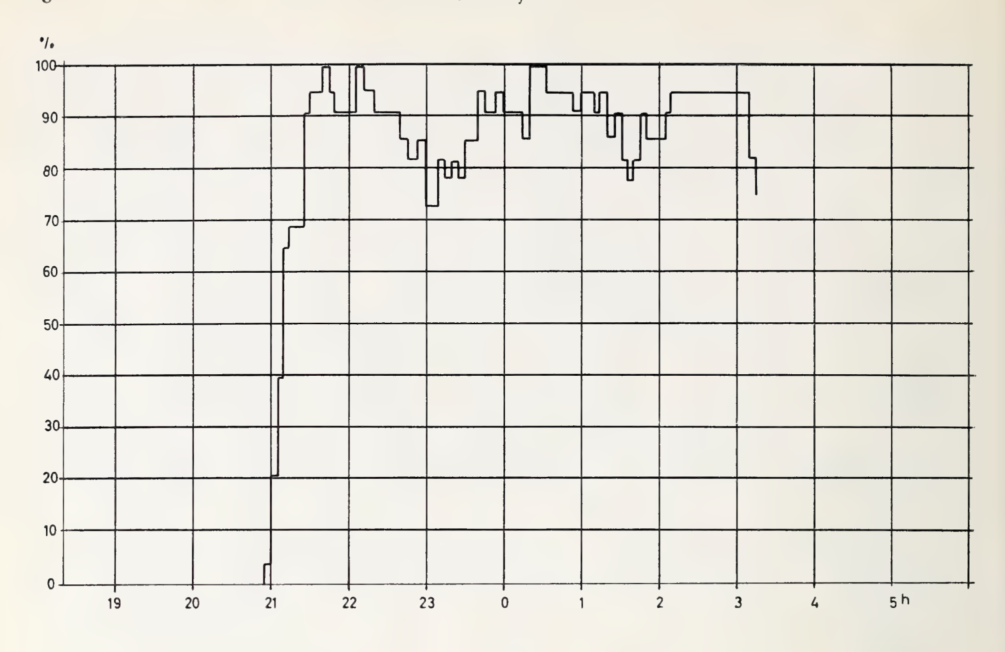


Abb. 2. Aktivitätsmuster einer Wochenstubenkolonie von *Myotis nattereri* Kuhl Anfang Juni (oberes Diagramm vom 8. 6., unteres Diagramm vom 10. 6.)

Die untersuchte Wochenstubenkolonie zeigt also vom Frühjahr bis zum Herbst vier aufeinanderfolgende Grundtypen der nächtlichen Aktivität:

1. Von Mai bis Anfang Juni erfolgen nur wenige oder keine Rückflüge in das Tagesquartier.
2. Von Ende Juni/Anfang Juli bis Anfang/Mitte August kehrt eine bis Ende Juli zunächst größer, dann aber allmählich wieder kleiner werdende Zahl von Tieren im Laufe der Nacht in das Quartier zurück. Nahezu alle nach der ersten Nachthälfte zurückgekehrten Tiere fliegen aber in der zweiten Nachthälfte nochmals aus.



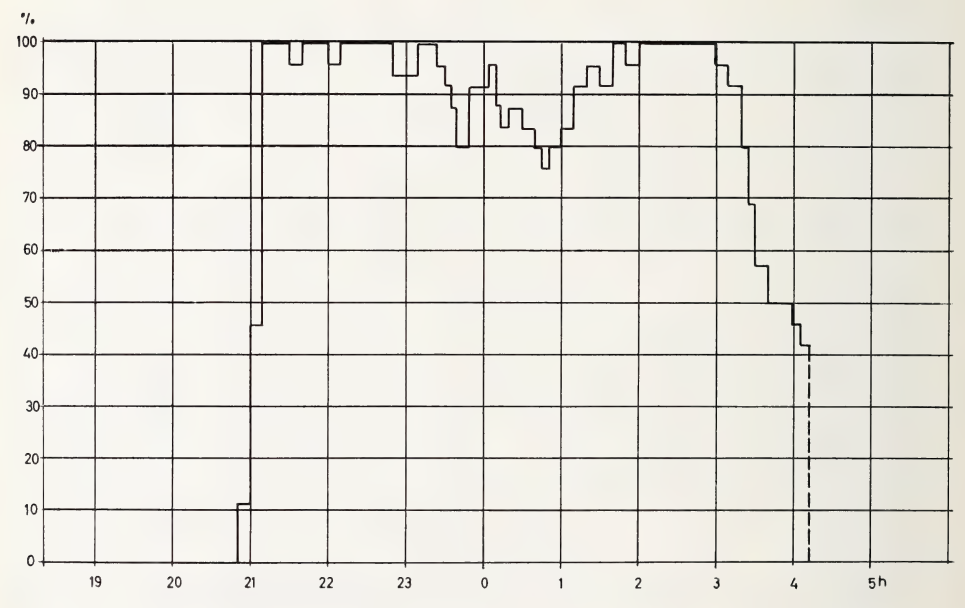


Abb. 3. Aktivitätsmuster einer Wochenstubenkolonie von *Myotis nattereri* Kuhl Mitte Juli (oberes Diagramm vom 13. 7., unteres Diagramm vom 15. 7.)

3. Von Mitte August bis etwa Mitte/Ende September fliegen nur sehr selten nachts Tiere in den Kasten zurück.
4. Von Ende September an erfolgen die Rückflüge weniger geschlossen und kurzfristig als im übrigen Jahr. Dieses Muster ist im Gegensatz zum zweiten nicht auf Wochenstubenkolonien beschränkt.

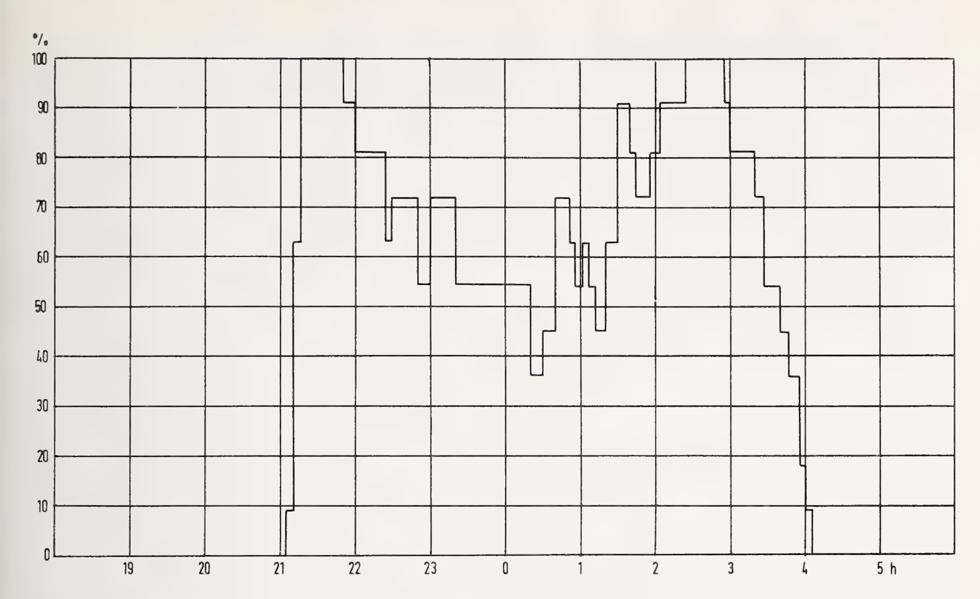


Abb. 4. Aktivitätsmuster einer Wochenstubenkolonie von *Myotis nattereri* Kuhl in der zweiten Julihälfte (21. 7.)

5. Größenänderung der Kolonie

Über die Größenänderung der Kolonie im Laufe des Jahres lassen sich keine wirklich genauen Angaben machen, da die Quartierwechsel sich zeitweise auch auf Baumhöhlen erstrecken, in denen eine Kontrolle aber meistens nicht möglich ist. Außerdem konnten nicht täglich alle Nistkästen, in die Tiere abgewandert waren, kontrolliert werden.

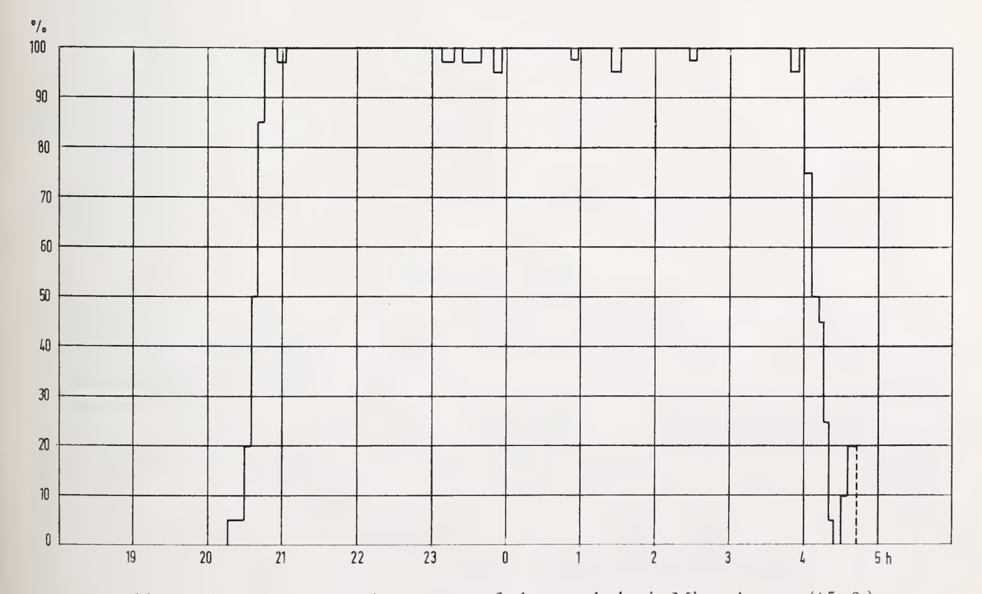


Abb. 5. Aktivitätsmuster einer Fransenfledermauskolonie Mitte August (15. 8.)

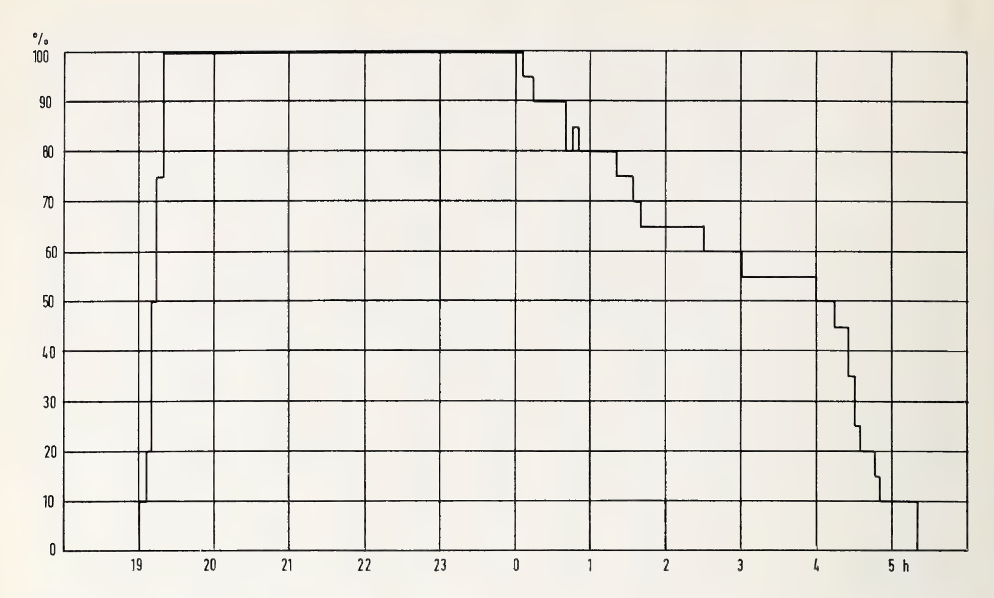


Abb. 6. Beispiel für das im Herbst (Ende September/Anfang Oktober) häufiger feststellbare frühere Beenden der Aktivitätszeit

Vermerkt werden sollte aber, daß die höchste im Juni (24. 6.) in einem Kasten gefundene Zahl 29 betrug, im Juli wurden am 25. 7. und 26. 7. maximal 39—40 Tiere registriert. Mitte September wurden in einem Falle ca. 35, Ende September und im Oktober jedoch nur noch 19—23 Tiere gefunden.

6. Diskussion

Ausflugsverhalten

Der auffällig rasche Abflug der Fransenfledermäuse vom Flugloch muß u. a. sicher aus der Beschaffenheit der hier vorliegenden Tagesquartiere verstanden werden: Denn die Änderungen der Lichtperiodik sind in den Nistkästen nur auf wenig niedrigere Lichtwerte verschoben, so daß eine exakte Synchronisation mit der Umweltperiodik innerhalb des Kastens — eine der Vorbedingungen für einen raschen Abflug — jederzeit möglich ist.

Einflugsverhalten

Das Einflugsverhalten der Fransenfledermäuse stellt kein auf diese Art beschränktes Verhalten dar. Inzwischen konnten wir auch an Bechsteinfledermäusen (*Myotis bechsteini* Kuhl) und an einer von uns noch nicht bestimmten Art ähnliche Beobachtungen beim Einflug machen. Schließlich liegen vergleichbare Beschreibungen u. a. für *Pipistrellus pipistrellus* (Schreber) von Natuschke (1960) und für *Myotis dasycneme* (Boie) von Voûte (1972) vor. Charakteristisch ist für alle diese Arten das auch bei Fransenfledermäusen festgestellte Um- und „Probe"-Anflugsverhalten.

Natuschke (1960) vermutet als eine der Ursachen der mehrfachen Anflüge an das Flugloch die Notwendigkeit einer Erprobung des Einflugs. Voûte (1972) stellt dagegen für die Teichfledermäuse zur Diskussion, daß möglicherweise Hemmungen existieren, den Flug zu beenden. Er vermutet, daß diese Konfliktsituationen u. a. da-

durch ausgelöst werden könnten, daß 1. die innere Uhr den Ablauf der Aktivitätsperiodik anzeigt, die äußeren Bedingungen (u. a. Belichtung) dem aber widersprechen, 2. durch Schwierigkeiten beim Übergang von der Flug- zur Kriechbewegung.

Ob eine Erprobung des Einflugs bei Fransenfledermäusen notwendig ist, erscheint vorerst fraglich, weil sehr häufig schon die ersten Anflüge in das Flugloch selbst führen und diese genauso gezielt und perfekt erscheinen wie auch die letzten.

Inwieweit andererseits die Überlegungen Voûtes auch auf die Situation der Fransenfledermäuse übertragen werden können, ist z. Z. schwer abzuschätzen.

Im folgenden sollen zwei weitere Überlegungen angeführt werden, die zusammen geeignet erscheinen, die besonderen Verhältnisse der Fransenfledermäuse zu deuten.

Fransenfledermäuse und verschiedene andere Arten wechseln mehr oder weniger häufig das Tagesquartier. Im Falle eines solchen Quartierwechsels könnte der leere Kasten für die später zurückkehrenden Tiere eine wichtige Informationsquelle über das Weiterziehen der Kolonie sein. Zum Erhalt dieser Information wären dann ein oder mehrere Anflüge an den Kasten notwendig. Gleichzeitig würde damit verständlich, warum viele Tiere mit der neuen Quartiersuche erst morgens am alten Quartier beginnen.

Aus den Registrierdiagrammen muß man schließen, daß auch den Einflügen während der Nacht stets mehrere Anflüge vorangehen. Einige der vorgenannten Erklärungsversuche lassen sich, isoliert betrachtet, hiermit nicht ohne weiteres in Einklang bringen. Eine Erklärung, die auch diesen Befund einschließt, ist die Überlegung, daß jede Höhle vor dem Einflug einer eingehenden Prüfung unterzogen werden muß. Dazu geben sowohl die zahlreichen anderen Höhlenbewohner als auch die jeweilige Beschaffenheit der Höhlen in Verbindung mit den zahlreichen Quartierwechseln Anlaß. Die häufig beobachteten Aufenthalte im Flugloch würden damit ebenfalls verständlicher.

Quartierwechsel

Fransenfledermäuse wechseln in meist recht regelmäßigen Zeitabständen in weiter entfernte Reviere. Diese Revierwechsel erfolgen bei größeren Kolonien wahrscheinlich häufiger als bei kleineren. Da solche Wanderungen für die Kolonien u. a. durch den ständigen Umtransport der nicht flugfähigen Jungtiere und die notwendige Neuorientierung einen erheblichen Energieaufwand mit sich bringen, sollten ihnen maßgebliche Ursachen bzw. Auslösungsfaktoren zugrunde liegen:

Es liegt zunächst nahe, den regelmäßigen Revierwechsel mit dem jeweiligen Nahrungsangebot in Verbindung zu bringen. Sinkt dieses unter eine bestimmte Schwelle, so wird dadurch der Quartierwechsel in ein neues Jagdgebiet ausgelöst. Dies wird um so häufiger der Fall sein, je größer die betreffende Population ist. Derartige Zusammenhänge lassen sich allerdings nicht ohne weiteres quantitativ aufrechnen, da von Jahr zu Jahr erhebliche Unterschiede im Nahrungsangebot bestehen können. Auf möglicherweise ähnliche Beziehungen zwischen Nahrungsangebot und Ortstreue bei *Plecotus auritus* L. weist auch Frylestam (1970) hin.

Weiterhin hat sich gezeigt, daß bei diesen Quartierwechseln überwiegend „neue" Kästen aufgesucht werden, besonders auffällig wiederum, je größer die Kolonie ist.

Möglicherweise hängen diese beiden Erscheinungen mit der bei längerem Aufenthalt und größerer Kolonie steigenden Zahl von Parasiten zusammen. Auf einen möglichen Einfluß der Ektoparasiten für den Kastenwechsel hat Löhrl (1955) verwiesen. Da sich die Schmarotzer an den Kastenwänden und den ehemaligen Vogelnestern in zum Teil erheblicher Zahl aufhalten bzw. entwickeln, wäre ein Teil der Quartierwechsel (besonders jene, die innerhalb der jeweiligen Hauptjagdreviere stattfinden) als eine Art Abwehrverhalten hiergegen anzusehen.

Ein zusätzlicher Grund, vor allem neue Kästen aufzusuchen, könnte außerdem durch den sich in Nistkästen rasch ansammelnden Kot gegeben sein.

Schließlich muß hier auch eine im Zusammenhang mit den Quartierwechseln des Abendseglers von VAN HEERDT und SLUITER (1965) geäußerte Vermutung erwähnt werden, nach der der Antrieb zu ständigen Quartierwechseln sich positiv auf die Überlebenschancen auswirkt.

Welche Rolle darüber hinaus mögliche Störungen z. B. durch Vogelbesuche oder die mikroklimatischen Verhältnisse der Kästen spielen, läßt sich zur Zeit nicht abschätzen.

Es ist verständlich, daß nach den bisherigen Ergebnissen die obigen Überlegungen lediglich Arbeitshypothesen darstellen.

Als vorläufige Folgerung würde sich jedoch ergeben, daß Ansiedlungsversuche von Fransenfledermäusen oder sich ähnlich verhaltenden Arten durch ein reichhaltiges und entfernungsmäßig weit gestreutes Angebot an Fledermauskästen begünstigt werden dürften.

Aktivitätsverhalten einer Wochenstubenkolonie

Das beschriebene Aktivitätsverhalten einer Wochenstubenkolonie von Fransenfledermäusen stimmt nahezu vollkommen mit dem von VOÛTE (1972) beschriebenen Aktivitätsverhalten einer großen Teichfledermauskolonie überein. Die nächtlichen Rückflüge beginnen bei den Teichfledermäusen allerdings schon ab Anfang Juni. Aber auch hier sind die Rückflüge zum Tagesquartier grundsätzlich auf einen ähnlichen Zeitraum beschränkt wie die der Fransenfledermäuse. Bei der untersuchten Fransenfledermauskolonie wurden die ersten (?) Jungtiere am 24. Juni beoachtet. Möglicherweise waren diese Tiere schon wenige Tage vorher geboren worden. Dieser Zeitpunkt fällt dann genau mit dem Beginn häufiger nächtlicher Ruhepausen von Alttieren im Tagesquartier zusammen. Die letzten Jungen wurden wahrscheinlich um den 10. Juli geboren. Erfahrungsgemäß unternehmen Jungtiere anderer Myotisarten etwa 5—6 Wochen nach der Geburt die ersten Flugversuche und sind bereits kurze Zeit später voll flugfähig (NATUSCHKE 1960; VOÛTE 1972). Vom 10. Juli an gerechnet ergäbe dies einen Zeitpunkt, der etwa mit dem Ende der Rückflüge zum Kasten zusammenfällt.

Das bedeutet, daß die nächtlichen Rückflüge eindeutig auf die Dauer der eigentlichen Wochenstubenzeit, also der Laktationszeit, eingeschränkt bleiben.

Die Muttertiere kehren in der Nacht mindestens einmal wieder in den Kasten — wahrscheinlich zum Säugen der Jungen — zurück. Daß dort etwas ältere, aber noch nicht flugfähige Tiere zurückbleiben, wurde häufig beobachtet.

Die Zahl der sich so verhaltenden Tiere und damit die Zahl der Rückflüge nimmt im Laufe des Juli zu, wie sich aus dem ständig größer werdenden Minimum der Aktivitätsmuster der Kolonie ersehen läßt.

Die besonders hohe Zahl von Rückflügen Ende Juli gegenüber Mitte Juli kann als Hinweis dafür angesehen werden, daß außer den Muttertieren auch die gerade flugfähigen Jungtiere zuweilen den Kasten aufsuchen bzw. aufsuchen müssen. Direkte Beobachtungen hierzu konnten jedoch noch nicht gemacht werden. Allerdings beobachteten auch DE COURSEY und DE COURSEY (1964) an Mausohren, daß gerade flugfähige Jungtiere oft nach kurzer Zeit wieder in das Tagesquartier zurückkehrten.

Aus diesem Zeitplan der Wochenstubenaktivität wird auch verständlich, daß die größte Zahl ausfliegender Tiere am 25. und 26. 7. gemessen wurde. Dieser Zeitpunkt liegt 32 Tage nach dem Termin, zu dem zum ersten Male Jungtiere festgestellt worden waren. Er stimmt auch mit der abgeschätzten Zeit des Flugfähigwerdens überein. In den folgenden Monaten wurden — wie bei den Teichfledermäusen (VOÛTE 1972) — nur noch niedrigere Zahlen ausfliegender Tiere gemessen. Man muß daher annehmen, daß zumindest ein Teil der Jungen oder Jungtiere und Alte zusammen im Spätsommer abwandern.

Zusammenfassung

Es werden Beobachtungen an Fransenfledermauskolonien beschrieben, die als Tagesquartiere vorwiegend Nist- oder Fledermauskästen wählten.

1. Fransenfledermäuse fliegen beim abendlichen Ausflug im Moment ihres Erscheinens im Flugloch sofort ab, so daß mit Hilfe von Lichtschranken stets eine einwandfreie Registrierung erhalten wird.
2. Dem endgültigen Einflug aller Tiere gehen zahlreiche Umflüge um das Quartier und Anflüge unter oder in das Flugloch voran. Dieses Verhalten stimmt mit dem einiger anderer Fledermausarten überein. Ursachen und biologische Bedeutung der Anflüge lassen sich z. Z. nicht endgültig erklären. Mehrere Arbeitshypothesen werden diskutiert.
3. Im Laufe des gesamten Sommerhalbjahres wechseln Fransenfledermäuse ständig ihr Tagesquartier. Der häufige Quartierwechsel scheint für Fransenfledermäuse charakteristisch zu sein. Es wird erörtert, ob Koloniegröße, Nahrungsangebot und andere Faktoren auf Zahl und Zeitpunkt der Quartierwechsel einen Einfluß ausüben.
4. Der größte Teil der Fransenfledermäuse sucht bei einem Quartierwechsel das neue Quartier erst am Morgen kurz vor dem Ende der Aktivitätszeit auf.
5. Rückflüge während der Nacht zum Tagesquartier finden nur von Weibchen mit Jungtieren von ungefähr Mitte Juni bis Mitte August statt. Alle zurückgeflogenen Tiere verlassen aber in der zweiten Nachthälfte mindestens noch einmal den Kasten. Daraus geht hervor, daß sich das Aktivitätsmuster der Kolonie während dieses Zeitraumes von dem in den übrigen Monaten deutlich unterscheidet.

Summary

Contribution to the biology of Natterer's bats (Myotis nattereri Kuhl, 1818)

Observations on colonies of bats of the species *Myotis nattereri* are described. During the day they choose mainly nest-boxes or "bat-boxes" with the opening at the lower part of the front as homing places.

1. Natterer's bats start their flight by appearing in the opening of their hole and take off without hesitation in the evening. Thus, the take off can be recorded exactly by means of light barriers.
2. When the bats return, however, the final flight into the box is preceded by numerous circlings around the homing tree and several approaches to the hole without entering it. This behaviour is common also in some other species of bats. The biological meaning of such behaviour is not yet clear. Possible explanations are discussed.
3. From May — October it is characteristic of this species of bats to change their quarters frequently. Possible influences of colony size and food supply on the number of changes are discussed.
4. Most of the bats choose their new home early in the morning just at the end of the activity period.
5. During the lactation period from mid-June to mid-August nursing females return to the homing places unlike the conspecifics. They leave the box at least once more during the second part of the night. Thus, the activity pattern of the colony during this time is different from the pattern at other times of the year.

Literatur

Böhme, W.; Natuschke, G. (1967): Untersuchungen der Jagdflugaktivität freilebender Fledermäuse in Wochenstuben mit Hilfe einer doppelseitigen Lichtschranke und einige Ergebnisse an *Myotis myotis* (Borkhausen, 1797) und *Myotis nattereri* (Kuhl, 1818). Säugetierk. Mitt. **15**, 129—138.

De Coursey, G.; De Coursey, P. J. (1964): Adaptive Aspects of Activity Rhythms in Bats. Biol. Bull. mar. biol. Lab., Woods Hole **126**, 14—27.

Eisentraut, M. (1952): Beobachtungen über Jagdroute und Flugbeginn bei Fledermäusen. Bonner Zool. Beitr. **3**, 211—220.

Engländer, H.; Laufens, G. (1968): Aktivitätsuntersuchungen bei Fransenfledermäusen (*Myotis nattereri*, Kuhl, 1818). Experientia **24**, 618—619.

Frylestam, B. (1970): Studier över langörade fladdermusen (*Plecotus auritus* L.). Fauna och Flora **65**, 72—84.

Heerdt, P. F. van; Sluiter, J. W. (1965): Notes on the distribution and behaviour of the Noctule bat *(Nyctalus noctula)* in the Netherlands. Mammalia **29**, 463—477.

Kielmann, N.; Laufens, G. (1968): Kennzeichnung mehrerer Individuen durch Kleinstschwingkreise. Experientia **24**, 750—756.

Laufens, G. (1969): Untersuchungen zur Aktivitätsperiodik von *Myotis nattereri* (Kuhl, 1818). Proc. 1. Intern. Bat Conf. Lynx **10**, 45—51.

Löhrl, H. (1955): Männchengesellschaften und Quartierwechsel bei Fledermäusen. Säugetierk. Mitt. **3**, 103—104.

Möhres, F. P.; Zu Oettingen-Spielberg, Th. (1949): Versuche über die Nahorientierung und das Heimfindevermögen der Fledermäuse. Verhandl. d. deutsch. Zoolog., Mainz 1949, 248—252.

Natuschke, G. (1960): Heimische Fledermäuse. Neue Brehm-Bücherei, Wittenberg.

Nyholm, E. S. (1965): Zur Ökologie von *Myotis mystacinus* (Leisl.) und *daubentoni* (Leisl.) (Chiroptera). Ann. Zool. fenn. **2**, 77—123.

Sluiter, J. W.; Van Heerdt, P. F. (1966): Seasonal habits of the Noctule bat *(Nyctalus noctula)*. Archs. neerl. Zool. **16**, 423—439.

Stierhof, H. (1963): Elektronische Hilfsmittel in der angewandten Ornithologie. J. Ber. Wetterau **115/116**, 13—18.

Voûte, A. M. (1972): Bijdrage tot de Oecologie van de Meervleermuis, *Myotis dasycneme* (Boie, 1825). Diss. Utrecht 1972.

Anschrift des Verfassers: Dr. Günter Laufens, Zoologisches Institut der Universität Köln, 5000 Köln 41 (Lindenthal), Weyertal 119

Die Jugendentwicklung der Vampirfledermäuse *(Desmodus rotundus)*[1]

Von U. Schmidt und U. Manske

Aus dem Zoologischen Institut der Universität Bonn

Eingang des Ms. 6. 10. 1972

Bei Untersuchungen über die Jugendentwicklung der Fledermäuse beschränken sich die meisten Autoren auf die körperliche Entwicklung (Engländer 1952; Davis 1969), während auf die Entwicklung des Verhaltens nur vereinzelt eingegangen wird. Eisentraut (1936, 1957) hat das Verhalten juveniler Fledermäuse verschiedener europäischer Arten eingehend beschrieben; Angaben über *Tadarida condylura* finden sich bei Kulzer (1962) und über *Pteropus giganteus* bei Neuweiler (1969).

Obwohl die meisten Fledermäuse sozial lebende Tiere sind, ist über ihr Sozialverhalten nur wenig bekannt (Wickler und Uhrig 1969; Schmidt und Van de Flierdt im Druck). Durch ihre versteckte, nächtliche Lebensweise sind Freilanduntersuchungen sehr schwierig; im Labor kann ihnen nur selten genügend Flugmöglichkeit geboten werden, um ein normales Verhalten zu beobachten. Bei Arbeiten über das Verhalten juveniler Fledermäuse kommt erschwerend hinzu, daß nur wenige Arten im Labor Nachzucht bekommen. Als sehr günstiges Untersuchungsobjekt erweisen sich die

[1] Herrn Prof. Dr. H. Schneider danken wir für die Unterstützung der Arbeit.

Z. Säugetierkunde 38 (1973) 14—33

Vampirfledermäuse *(Desmodus rotundus)*. In einer seit 1970 im Zoologischen Institut in Bonn lebenden Kolonie wurden mehrmals Jungtiere geboren und aufgezogen.

Die Vampirfledermäuse bieten in mehrfacher Hinsicht Besonderheiten gegenüber anderen Fledermausarten: Zum einen finden sich schon bei oberflächlicher Beobachtung einer Kolonie viele soziale Interaktionen, oft verbunden mit Lautäußerungen, zweitens ist durch die hohe Nahrungsspezialisation eine besondere Entwicklung des Beuteverhaltens der Jungtiere zu erwarten und drittens besitzt *Desmodus* den am höchsten entwickelten Neocortex aller Fledermausarten (Stephan und Pirlot 1971), was auf individuelle Lernvorgänge im Verhalten schließen läßt.

Material und Methode

Zu den Verhaltensbeobachtungen wurden 9 Vampirfledermäuse *(Desmodus rotundus)* herangezogen: 1 adultes ♂ (A), ein adultes ♀ (B) und 3 ♀♀ mit ihren Jungtieren (M_1 — ♀J_1; M_2 — ♂J_2; M_3 — ♀J_3 — ♂J_4). Die ♀♀ M_1 und M_2 waren einige Wochen vor der Geburt von der Kolonie getrennt und zusammen mit zwei weiteren ♀♀ und zwei ♂♂ in einen Beobachtungskäfig (60×60×90 cm) umgesetzt worden. Dort fanden im April (J_1) und Mai 1971 (J_2) die Geburten statt. M_3 bekam sein erstes Junges (J_3) im September 1971 in einer Kolonie von 14 ♂♂ und 1 ♀, das zweite Jungtier (J_4) wurde im Juli 1972 geboren. Für die Beobachtungen wurden die Tiere in unterschiedlichen Gruppierungen in einem Versuchskäfig gehalten. Dieser bestand aus 3 durch Schiebetüren verschließbaren Schlafkästen und dem Versuchsraum (60 × 120 × 30 cm). Durch eine transparente, mit 3 Durchschlupföffnungen versehene Trennwand konnte der Versuchsraum in einen Vorraum und einen Beobachtungsraum abgeteilt werden. Mit Ausnahme der Schlafkästen bestand die Versuchsanlage aus durchsichtigem Trovidur und wurde von oben durch eine rote Neonröhre beleuchtet; die Temperatur (27° C) und die Luftfeuchtigkeit (70 %) wurden konstant gehalten. Normalerweise bekamen die Fledermäuse defibriniertes Rinderblut als Futter; zur Untersuchung des Beißverhaltens standen 10 Meerschweinchen zur Verfügung.

I. Beobachtungen zur Fortpflanzungsbiologie und zur Entwicklung der Jungtiere

Über die Placentation von *Desmodus rotundus* liegen umfangreiche Untersuchungen vor (Wimsatt 1954; Björkman und Wimsatt 1968), während die Fortpflanzungsbiologie nur unzureichend bekannt ist und über die Entwicklung der Jungtiere keine Angaben in der Literatur zu finden sind. Greenhall (1965) beschreibt einige Beobachtungen des Sexualverhaltens der Vampirfledermäuse; Wimsatt und Trapido (1952) stellen fest, daß eine saisonale Fortpflanzungsperiode bei *Desmodus* nicht auftritt. Während eigener ökologischer Untersuchungen in Mexiko (Schmidt et al. 1971) wurden im Verlauf des ganzen Jahres trächtige ♀♀ gefangen; eine Häufung der Geburten trat vor und nach der Regenzeit auf. *Desmodus* bekommt in der Regel ein Junges, nur selten werden Zwillinge geboren (Burns 1970).

a. Sexualverhalten und circumnatale Phase

Die Kopulationsbereitschaft rezeptiver ♀♀ erstreckt sich über 2 bis 3 Tage. Während dieser Zeit herrscht stets eine große Unruhe in der Kolonie, und die Tiere schreien auffallend häufig. Am 18. 12. 1971 konnte eine Kopulation zwischen einem ungezeichneten ♂ und M_3 beobachtet werden. Dieses ♀ hatte erst 3 Monate zuvor das Jungtier J_3 geboren. Beide Partner hingen mit den Fußkrallen an der Decke, M_3 während der Kopulation zeitweise auch mit den Daumenkrallen. Das ♂ ritt a posteriori dem ♀ auf und umklammerte es mit zusammengefalteten Flügeln fest um den

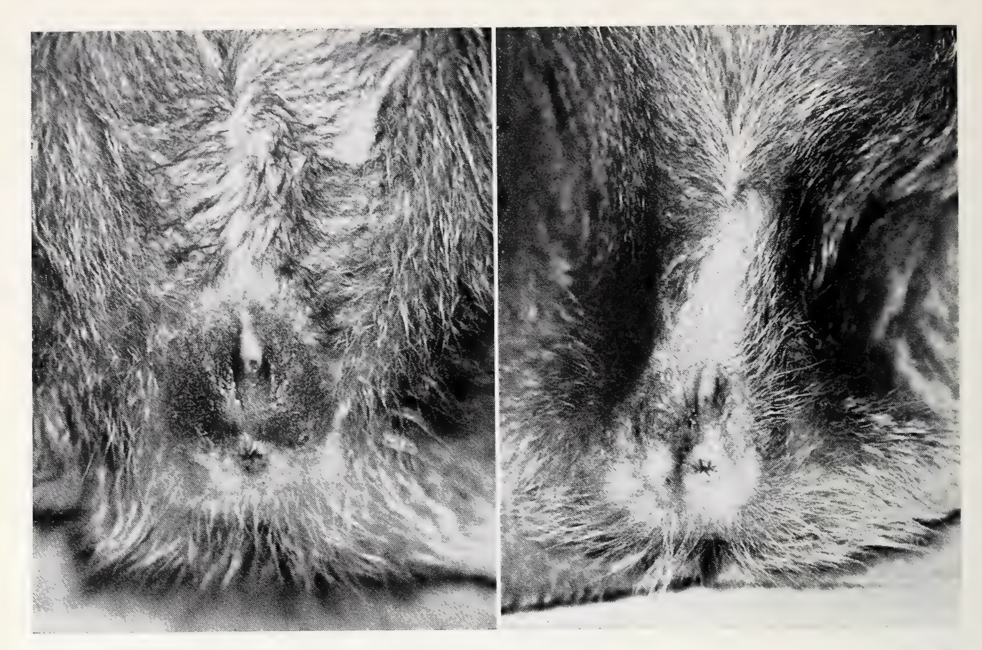


Abb. 1. links: Vulva von M_3, drei Wochen vor der Geburt. Die Umgebung der Geschlechtsöffnung ist dunkel pigmentiert, *rechts:* sieben Wochen nach der Geburt

Hinterleib. Die Kopulation dauerte ca. 2 Minuten. Eine gleiche Kopulationsstellung fand Greenhall (1965) bei im Labor gehaltenen Vampirfledermäusen. [2, 3]

$2^1/_2$ Monate nach der Kopulation, am 1. 3. 1972, konnte bei M_3 eine Embryonalblase von ca. 0,5 cm ⌀ palpiert werden. Es wurde daraufhin im Versuchskäfig isoliert, zusammen mit seinem zu dieser Zeit $5^1/_2$ Monate alten Jungtier J_3 (Isolationsversuche hatten ergeben, daß eine Trennung der beiden Tiere eine starke Unruhe der Mutter und beträchtlichen Kräfteverfall des Jungtieres hervorrief [Abb. 3]). 7 Wochen vor der Geburt, die am 25. Juli 1972 stattfand, begann sich die unmittelbare Umgebung der Vulva dunkel zu pigmentieren (Abb. 1), zwei Wochen später auch die Umgebung der beiden Zitzen. Diese Verfärbung ging nach der Geburt wieder zurück und war nach 6 Wochen vollständig verschwunden. Leichte Bewegungen des Embryos wurden erstmalig am 8. Juni festgestellt. Intensität und Häufigkeit der Bewegungen nahmen im Laufe der folgenden Wochen zu. Wenige Tage vor der Geburt waren die Kopf- und Flügelbewegungen des Embryos so stark, daß sich die Bauchdecke der Mutter bis zu 1 cm vorwölbte. Das ♂ J_4 wurde in den frühen Morgenstunden geboren, jedoch konnte nur noch die Nachgeburtsphase beobachtet werden.

Auszug aus dem Protokoll:

8.55 h M_3 hängt mit weit gespreizten Hinterextremitäten an der Decke, das Neugeborene klettert auf ihrem Bauch umher. Es ist mit der Mutter noch durch die Nabelschnur verbunden. Seine Augen sind geöffnet. Auf Rücken und Kopf ist es flaumig behaart,

[2] Sieben Wochen nach der Geburt von J_4 fand erneut eine Kopulation mit M_3 statt. Die Vagina war danach durch einen gallertartigen Pfropf verschlossen; im Vaginalabstrich waren Spermien nachweisbar.

[3] Im Januar 1973 wurde im Flugkäfig eine Kopulation auf dem Boden beobachtet. Auch hierbei umklammerte das ♂ das ♀ von hinten. Anfangs wehrte sich das ♀ heftig, so daß beide Tiere mehrmals auf den Rücken rollten.

während der Bauch nur spärlichen Haarwuchs erkennen läßt. Die Haare sind bereits völlig trocken. M_3 und das Jungtier J_3 belecken das Neugeborene an Kopf und Rücken. Das Bauchfell von M_3 ist naß und verklebt, in der Umgebung der Geschlechtsöffnung sind Spuren von Blut zu erkennen. Teile der Fruchtblase hängen ca. 2 cm aus der Vagina heraus.

9.00 h J_4 hat die linke Zitze gefunden und wird von M_3 durch den Flügel in seiner Klammerhaltung unterstützt. J_3 beleckt Nabelschnur, Fruchtblase und Bauchfell der Mutter.

9.04 h J_4 uriniert; es wird von M_3 weiterhin beleckt. J_3 beißt in die Fruchtblase und zerrt daran.

9.16 h J_4 versucht einen Zitzenwechsel und gibt beim Umherklettern kräftige, hohe Laute von sich. Es kehrt nach kurzer Zeit an die linke Zitze zurück.

9.20 h Das Neugeborene breitet den rechten Flügel aus, der von M_3 beleckt wird, gleichzeitig beleckt J_3 dessen Analregion.

10.10 h M_3 blutet aus der Scheide. J_4 kratzt sich, als das an der Nabelschnur herauslaufende Blut auf seinen Körper trifft. J_3 und M_3 lecken das Blut von Vulva und Nabelschnur.

10.45 h Nur noch geringe Blutung. J_4 wird von beiden Tieren beleckt.

11.15 h Blutung hat aufgehört. M_3 beleckt zunächst J_4, später ausgiebig J_3.

11.50 h J_4 klettert umher. Es wird von der Mutter beleckt und kehrt nach kurzer Zeit an die linke Zitze zurück. M_3 reißt mit den Zähnen an der Fruchtblase.

12.03 h Einsetzen der Nachwehen: Innerhalb von 2 min treten drei Wellen von krampfartigen Zuckungen des ganzen Körpers auf. Jeder Schub besteht aus 8 bis 12 Kontraktionen, die in Abständen von 0,5 bis 1 sec erfolgen.

12.05 h M_3 biegt den Vorderkörper zurück, dabei fließen einige Tropfen Blut aus der Scheide. Dann krallt sich das ♀ mit allen vier Extremitäten an der Decke fest. Innerhalb einer Minute tritt die Nachgeburt aus, die heftig beleckt wird. Die Placenta ist etwa bohnengroß und hängt an einem rötlichen fädigen Fortsatz wenige Millimeter unterhalb der Vulva. (Sie bleibt während der nächsten $1^1/_2$ Stunden durch den dünnen, 2 cm langen Anhang mit der Scheide des ♀ verbunden.)

12.30 h J_4 wechselt zur rechten Zitze.

12.35 h M_3 und J_3 belecken die Placenta.

12.45 h Das Neugeborene klettert wieder zur linken Zitze. J_3 beleckt die Nachgeburt und beißt mehrmals hinein.

12.57 h M_3 und J_3 belecken gemeinsam die Nachgeburt. J_4 klettert auf das Jungtier J_3 hinüber, wird aber durch die Nabelschnur behindert und sucht daraufhin die rechte Zitze der Mutter auf. Während des Umherkletterns stößt es Laute aus.

13.05 h Das Neugeborene wechselt viermal die Zitze und wird dabei jedesmal von M_3 beleckt.

14.30 h Die Nachgeburt löst sich vollständig aus der Scheide. M_3 beginnt, ausgiebig das verklebte Bauchfell zu reinigen.

18.00 h Die Nachgeburt ist vollständig eingetrocknet, ist aber durch die Nabelschnur noch mit J_4 verbunden.

Am folgenden Morgen wurde die Placenta mit der vertrockneten Nabelschnur auf dem Käfigboden gefunden. Auch bei den vorhergehenden fünf Geburten verblieb die Nachgeburt ein bis zwei Tage am Jungtier. Bei den in der Gruppe geborenen Tieren zeigten nur die ♀♀ ein Interesse an den Neugeborenen. Sie beleckten die Jungtiere häufig, während die ♂♂ sich nicht um diese kümmerten.

b. Entwicklung der Lokomotion

Bis zur Mitte der 2. Woche klammert das Neugeborene, an der Zitze festgebissen, ausschließlich am Bauch der Mutter (Abb. 2a). Ganz selten konnte beobachtet werden, daß ein Jungtier schon in den ersten Lebenstagen völlig frei an der Decke hing. Möglicherweise werden die Neugeborenen bereits in den ersten Tagen allein am Schlafplatz zurückgelassen, wenn die Mutter auf Nahrungssuche ausfliegt. Während der ersten Woche hängt das Jungtier meist bewegungslos an der Mutter und klettert nur zum Zitzenwechsel ein wenig umher. Hin und wieder kratzt es sich mit einer der Hinterextremitäten oder spreizt einen Flügel, besonders dann, wenn es von der Mutter beleckt wird. Beim Urinieren und Defäzieren stemmt sich das Jungtier mit den Extremitäten vom Körper der Mutter ab und läßt Urin oder Kot seitlich herabfallen. Von der 2. Woche an hängt das Junge oftmals mit einer oder beiden Hinterextre-

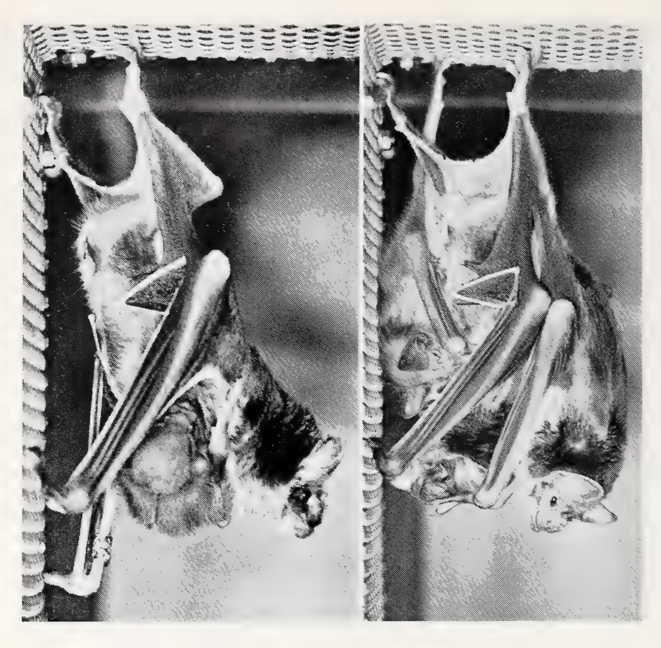


Abb. 2. links (a): Jungtier ♂J4, 1 Woche alt. Das Junge klammert am Bauch der Mutter und hält sich mit dem Maul an einer Zitze fest, *rechts (b):* Jungtier ♂J4 (links), 3 Wochen alt; rechts ♀J3, 11 Monate (s. Text)

mitäten an der Decke, wobei es sich mit dem Maul an einer Zitze der Mutter festhält (Abb. 2b). Ein gleiches Verhalten konnte Novick (1960) bei in Gefangenschaft geborenen *Artibeus jamaicensis* beobachten. Werden die Tiere gestört, klammert sich das Junge sofort an der Mutter fest und wird von ihr auf der Flucht mitgenommen. Mit Beginn der 5. Woche gibt das Junge den Zitzenkontakt auf und hängt die meiste Zeit, eng an den Rücken der Mutter geschmiegt, mit den Fußkrallen an der Decke. Diese Ruhehaltung, mit Kontakt zur Mutter, wird vom Jungtier bis zum 10. Monat beibehalten (Abb. 2b). Bei einer Störung flieht die Mutter meist allein, kann jedoch das angeklammerte Junge bis zur 8. Woche (Gewicht von 18 g) auf der Flucht mitnehmen. Nähert man sich einem verlassenen Jungtier mit der Hand, läßt es sich sofort zu Boden fallen und versucht, sich in einer Ecke zu verkriechen. Das Junge wird von der Mutter wieder aufgenommen, indem sie es beleckt und mit einem Flügel umfaßt, worauf es sich sofort an ihrem Bauch festkrallt. Durch wiederholte ruckartige Bewegungen mit beiden zusammengefalteten Flügeln und Schieben mit dem Maul kann sich die Mutter vom angeklammerten Jungen wieder lösen. Ein 5 Wochen altes Jungtier ist bereits sehr agil und vermag, sich sowohl auf dem Boden als auch an den Wänden und der Decke des Käfigs schnell fortzubewegen. In der Horizontalen kann es eine Distanz von ca. 20 cm mit flatternden Flügelbewegungen springend überwinden. Die Flugfähigkeit nimmt schnell zu: mit 6 Wochen flattert es ca. 60 cm weit, und mit 8 bis 10 Wochen ist die volle Flugfähigkeit erreicht. Mit der Ausprägung des Flugvermögens beginnen die Jungtiere auch miteinander zu spielen. Das Spiel besteht aus Verfolgungsjagden, Umklammern mit den Flügeln und gegenseitigem Beschnuppern.

c. Gewicht

Da die Jungen während der ersten Lebenstage fast immer an einer Zitze der Mutter festgebissen sind, konnten wir das Geburtsgewicht bei unseren Tieren nicht feststellen. Ein fünf Tage altes Jungtier, das drei Tage später starb, wog 7,5 g; Crespo et al. (1970) geben ein Geburtsgewicht von 7 g an. Am 20. Lebenstag haben die Jungen ein Gewicht von ca. 12 g erreicht; am 50. Tag liegt das Durchschnittsgewicht bei 17 g. Bis zu diesem Alter deckt sich die Gewichtskurve von *Desmodus* mit der von *Nyctalus noctula* (Eisentraut 1936). In der Folgezeit nehmen die Vampirfledermäuse nur

Abb. 3. Vergleich der Entwicklung des Körpergewichtes von *Desmodus rotundus* und *Nyctalus noctula.* Ordinate: Gewicht (g); Abszisse: Lebenstage: *Desmodus:* ○ = ♀J_1; × = ♂J_2; ● = ♀J_3; ▼ = ♂J_4; + = Jungtier, nach 8 Tagen gestorben. *Nyctalus* (Eisentraut, 1936): △—△ ↓ = J_3 von Mutter 4 Tage isoliert

noch langsam zu. Während *Nyctalus* mit ca. 80 Tagen das Adultgewicht erreicht, dauert dies bei *Desmodus* bis zum 10. Lebensmonat (Abb. 3).

d. Behaarung und Bezahnung

Bei der Geburt sind die Tiere bereits auf Kopf und Rücken flaumig behaart (Haarlänge ca. 4 mm); nur sehr spärlicher Haarwuchs findet sich auf dem Bauch. Nach 20 Tagen hat die Behaarung noch nicht wesentlich zugenommen (Abb. 4), und erst nach 3 Monaten hat sich das Haarkleid, bis auf eine Stelle am Hinterkopf, voll entwickelt (Abb. 5). Nach der Geburt beißen sich die Neugeborenen mit den hakenartig nach innen gebogenen Milchzähnen an der Zitze fest. Nach 3 Wochen brechen die oberen Canini, etwa 5 Tage später die unteren Canini durch; Ende der 5. Woche sind die Spitzen der oberen Incisivi sichtbar. Die übrigen Zähne sind auch bei adulten Tieren so klein, daß es



Abb. 4. 20 Tage altes Jungtier



Abb. 5. 103 Tage altes Jungtier

nicht möglich war, den Zeitpunkt ihres Durchbruchs am lebenden Tier festzustellen.

e. Laute

Schon kurz nach der Geburt läßt das Jungtier beim Umherklettern auf dem Bauch der Mutter Rufe hören, die aus Serien von 3 bis 15 Lauten bestehen. Diese Verlassenheitslaute werden in den ersten Lebensmonaten immer dann abgegeben, wenn das Junge von der Mutter getrennt ist. Die Wiederholungsrate ist sehr niedrig, wenn beide Tiere voneinander schallisoliert sind, steigert sich jedoch stark, wenn das junge mit seiner Mutter in Lautkontakt treten kann. Abb. 6 zeigt den 3. und 4. Laut aus einer Serie von 14 Einzellauten des 30 Tage alten J_4. Jeder Einzellaut ist aus 2 bis 7 Lautanteilen aufgebaut, wobei an Anfang und Ende einer Serie die Anzahl der Lautanteile geringer ist als im Mittelteil (z. B. 4 - 5 - 5 - 7 - 7 - 7 - 7 - 7 - 5 - 5 - 3 - 3 - 3 - 3).

Die ersten Lautanteile besitzen eine hohe Grundfrequenz von ca. 18 kHz, die folgenden Anteile eine niedrigere Grundfrequenz von minimal 11 kHz. Haben sich beide Tiere gefunden, stößt das Junge einen langen, niederfrequenten Schnarrlaut aus. Die gleichen Lauttypen finden sich auch bei juvenilen Tieren, wobei die Verlassenheitslaute von J_2 (9 Monate) und J_3 (6 Monate) wesentlich intensiver waren, als bei dem noch nicht flugfähigen J_4. Die Verlassenheitslaute der beiden juvenilen Fledermäuse bestehen aus Serien von Einzellauten mit nur 2 Lautanteilen. Mit Hilfe dieser Laute wird wahrscheinlich der Kontakt zwischen Mutter und Jungtier während der gemeinsamen Beutesuche aufrechterhalten.

Von den Müttern lassen sich nur selten niederfrequente Laute registrieren. Sehr

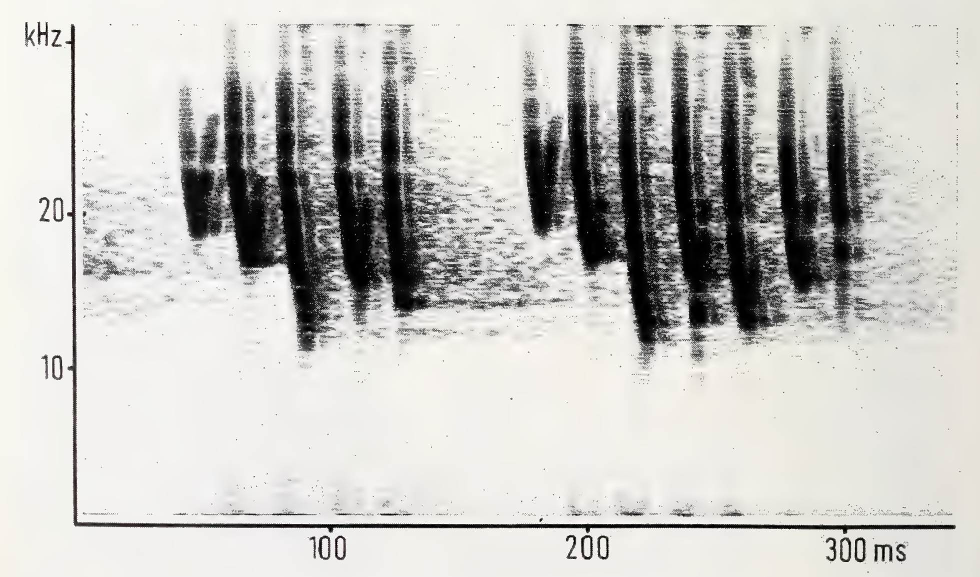


Abb. 6. Verlassenheitsruf eines 30 Tage alten Jungtieres (3. und 4. Laut aus einer Serie von 14 Einzellauten). Ordinate: kHz; Abzisse: ms

variable Kontaktlaute werden abgegeben, wenn nach einer Trennung Mutter und Jungtier in Körperkontakt treten. Sie haben eine Dauer von 50 bis 200 ms und eine Grundfrequenz von 6 bis 12 kHz mit mehreren Obertönen. Auch ein Stimmfühlungslaut konnte aufgezeichnet werden, den die Mutter, bei großer räumlicher Trennung vom Jungtier, abgibt. Eine Beschreibung der verschiedenen Laute findet sich bei Schmidt (1972).

II. Quantitative Erfassung des Sozialverhaltens

1. Methode

Die zu diesen Experimenten verwendeten Tiere waren ♂ A, Mutter M_1, Jungtier J_1, Mutter M_3 und Jungtier J_3. Zu Beginn der Versuche hatten die Jungen ein Alter von 11 Monaten (J_1) und 7 Monaten (J_3). Mit einem Zehn-Kanal-Ereignisschreiber (Miniskript Z, Vorlaufgeschwindigkeit: 150 cm/h) wurden die verschiedenen Verhaltensweisen durch Tastendruck registriert. Die Experimente fanden an 15 aufeinanderfolgenden Tagen zwischen 14 und 16 Uhr statt. Außerhalb der Beobachtungszeit waren ♂ A, M_1 mit J_1 und M_3 mit J_3 in jeweils einem Schlafkasten isoliert. Zu den Experimenten wurden die 5 Tiere in den Versuchsraum gelassen, die Schlafkästen danach abgesperrt. Die Fledermäuse konnten sich frei auf dem Boden bewegen und an einem Drahtgeflecht von 10 cm Breite aufhängen (s. Abb. 7). Nach 20 min Beobachtungszeit wurde ein Trinkröhrchen mit Blut an einer Schmalseite des Versuchsraums eingeschoben.

2. Registrierte Verhaltensweisen

a. Putzen

Einen großen Teil der aktiven Phase von *Desmodus* nimmt die Körperpflege ein. Dabei werden die mit dem Kopf erreichbaren Körperregionen mit der Zunge beleckt. Besondere Sorgfalt verwenden die Tiere auf die Flügel, die sie in leicht ausgebreitetem Zustand auf Ober- und Unterseite reinigen. Dagegen säubern sie Rücken, Kopf und Bauch durch rasches Kämmen mit den Krallen der Hinterextremitäten, die durch Belecken angefeuchtet bzw. vom anhaftenden Schmutz befreit werden. In dieser Weise putzen sich sowohl hängende als auch auf dem Boden stehende Tiere (Abb. 7).

b. Beschnuppern

Bei der Kontaktaufnahme beschnuppern sich beide Tiere kurze Zeit: der Kopf wird vorgereckt und die Schnauze unter ständigen Schnüffelbewegungen bis auf wenige Millimeter an das andere Tier gebracht.

c. Belecken

Das gegenseitige Belecken ist eine der häufigsten sozialen Verhaltensweisen. Hierbei kann das beleckte



Abb. 7. Putzbewegungen — *links:* Durchkämmen der Kopfhaare mit den Fußkrallen — *rechts:* Säubern der Fußkrallen

Tier passiv bleiben, oder die Partner belecken sich gegenseitig. Im Hängen kommt es oft zu einem Umklammern mit den Flügeln und minutenlangen Leckphasen. Bevorzugte Regionen sind Maul, Kopf, Bauch und Achselhöhle.

d. Breitseitschieben

Die schwächste Form der Aggression ist das Breitseitschieben (Schmidt und Van de Flierdt, im Druck). Beide Partner stehen parallel zueinander, entweder Kopf zu Kopf oder Kopf gegen Analregion. Durch seitliches Schieben wird der Schwächere oftmals 10 bis 30 cm weggedrängt.

e. Kampf

Die Formen der stärkeren Aggression äußern sich in Kommentkämpfen. Man kann, je nach Intensität der Aggressionsbereitschaft, drei Stufen unterscheiden: Die schwächste wird durch ein kurzes, einseitiges Schlagen mit dem zusammengefalteten Flügel in Richtung des Gegners ausgedrückt. Eine stärkere Aggression äußert sich durch trommelnde Flügelbewegungen auf der Stelle. Das aktive Tier steht dabei einige Zentimeter vor dem Kontrahenten und stößt schrille Schreie aus. Bei der stärksten Aggression erfolgt ein echter Angriff. Der Angreifer nähert sich gradlinig dem Gegner bis auf ca. 10 cm und stürzt dann, laut schreiend und mit den Flügeln trommelnd, auf ihn zu. Zieht sich dieser nicht sofort zurück, so treffen ihn Flügelschläge an Kopf und Schultern. Zwei gleichstarke Gegner betrommeln sich so lange mit den Flügeln, bis der Unterlegene flieht und sich mit gesträubten Nackenhaaren in geduckter Haltung in eine Ecke drückt. Bei einem kampfgestimmten Tier liegen die Haare dem Körper an, sein Vorderkörper ist hoch aufgerichtet. Die scharfen Zähne werden beim Kampf nicht eingesetzt, so daß es zu keinen Verletzungen kommt.

f. Armheben

Die Jungtiere — seltener adulte ♀♀ — heben bei Annäherung eines Artgenossen den Flügel vom Boden auf, der dem Partner zugewendet ist (maximal bis 1 cm über Kopfhöhe). Nur selten geschieht dies, wenn sie sich selbst einem anderen Tier nähern. Beim Anheben des Flügels wird gleichzeitig der Oberkörper zur Seite geneigt. Die Bedeutung dieser Verhaltensweise konnte nicht eindeutig geklärt werden. Möglicherweise handelt es sich dabei um eine Beschwichtigungsgebärde. Nur ein einziges Mal erfolgte eine schwacher Angriff von M_3 gegen J_1, trotz vorherigen Armhebens; J_3 wurde von ♂ A selbst am Futterplatz nicht angegriffen, wenn es dieses Verhalten zeigte. Als J_3 einmal den Flügel der abgewendeten Seite hob, vertrieb ♂ A es sofort vom Trinkröhrchen.

g. Säugen

Bei diesen Experimenten konnte Säugen nur zwischen M_3 und J_3 registriert werden. Die juvenilen Vampirfledermäuse nehmen, wie Beobachtungen aller 4 Jungtiere ergaben, bis zu einem Alter von 9 Monaten Milch zu sich. Gesäugt wird sowohl im Hängen als auch auf dem Boden. Beim Säugen im Hängen halten sich Mutter und Jungtier mit den Fußkrallen an der Decke fest; Das Junge klammert sich mit den Daumenkrallen an den Körper der Mutter und wird von ihr durch einen Flügel gestützt. Während eines Säugevorganges kann die Zitze mehrmals gewechselt werden. Auf dem Boden schiebt das Jungtier von vorn den Kopf unter den Flügel der Mutter und hakt den ihr zugewandten Flügel in deren Armbeuge (Abb. 8). Stets wird das Junge beim Säugen von der Mutter beleckt. In früheren Untersuchungen war zu be-

obachten, daß gleichzeitig zwei Jungtiere – das eigene und ein fremdes – von einer Mutter gesäugt wurden.



Abb. 8. Säugen des 7 Monate alten Jungtieres J_3 auf dem Boden. Der rechte Flügel des Jungen liegt über der Schulter der Mutter, die J_3 während des Säugens am Bauch beleckt

h. Füttern

Kommt eine Mutter nach dem Fressen zu ihrem Jungtier zurück, so kann häufig beobachtet werden, daß dieses minutenlang im leicht geöffneten Maul der Mutter leckt. Ob dabei Blut aufgenommen wird, war bisher nicht festzustellen; jedoch setzt nach kurzer Zeit – noch während dieses Vorganges – beim Jungtier die Diurese ein. Da auch bei normaler Nahrungsaufnahme die Tiere nach 2–3 Minuten urinieren (WIMSATT und GUERRIERE 1962), könnte dies ein Hinweis sein, daß es sich hier, wie wir annehmen, um einen Fütterungsvorgang handelt. Bei dem 6 Monate alten J_3 trat diese Verhaltensweise regelmäßig auf; im 8. Monat konnte es bei allen drei Jungtieren das letzte Mal beobachtet werden.

i. Aufreiten

Während des Fressens – am Blutröhrchen und auch am Beutetier – stützt sich häufig eine zweite Fledermaus mit den Flügeln und dem Vorderkörper auf das fressende Tier und wartet in dieser Haltung, bis dieses den Futterplatz verläßt. Besonders die Jungtiere nehmen diese Wartestellung bei ihren Müttern ein.

j. Fressen

Die Blutaufnahme aus dem Trinkröhrchen entspricht dem Auflecken des Blutes aus selbstgebissenen Wunden (s. Kap. III).

3. Die zeitliche Verteilung der Verhaltensweisen während des Beobachtungszeitraumes (Abb. 9)

In den ersten 20 Minuten, in denen sich die Vampirfledermäuse ohne Nahrung im Beobachtungsraum aufhielten, beschnupperten und beleckten sie einander sehr intensiv. Auch das Armheben war fast ausschließlich während dieser Zeit zu registrieren. Sobald das Blutröhrchen eingeschoben wurde, nahmen diese Verhaltensweisen sehr stark ab. Es stand jetzt das aggressive Verhalten — Breitseitschieben und Kampf — im Vordergrund. Schon in den ersten Versuchstagen bildete sich eine recht konstante Reihenfolge aus, in der die Tiere fraßen. (Maximal 3 Fledermäuse fanden gleichzeitig am Blutröhrchen Platz). Zuerst fraß immer M_1; die beiden Jungtiere nahmen meist zur gleichen Zeit Blut auf, ohne von M_1 vertrieben zu werden. Sobald sich M_1 vom Futterplatz zurückzog, drängte M_3 das Jungtier J_1 beiseite und fraß dann zusammen mit J_3. Das ♂ A folgte als letztes (Abb. 10). Sofort nach dem Fressen hängten sich die Fledermäuse am Ruheplatz auf und putzten sich ausgiebig.

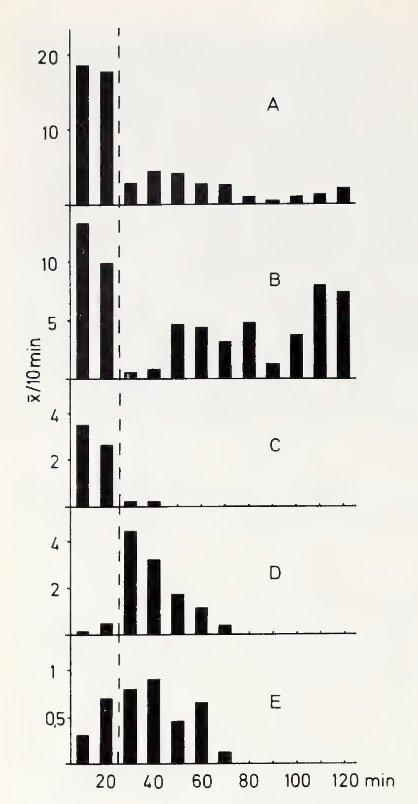


Abb. 9. Die zeitliche Verteilung der sozialen Verhaltensweisen (s. Text). Ordinate: Mittelwerte pro 10 Minuten (15 Versuchstage); Abszisse: Minuten. Unterbrochene Linie: Beginn der Fütterung. A = Beschnuppern; B = Belecken; C = Armheben; D = Breitseitschieben; E = Kampf

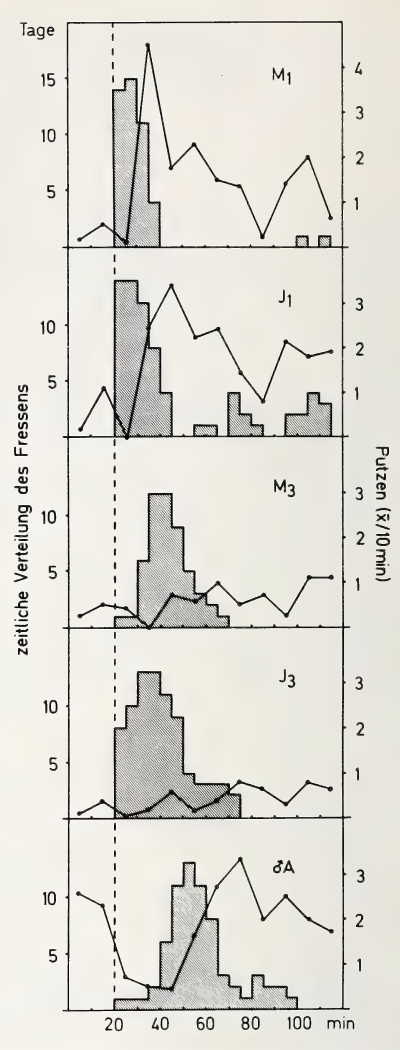


Abb. 10 (rechts). Individuelle Verteilung des Fressens (schraffierte Flächen) und des Putzens (ausgezogene Linien). Ordinate „Fressen": Anzahl der Tage, in denen ein Tier während eines Zeitraumes von je 5 Min. Blut aufnahm. Ordinate „Putzen": Mittelwert pro 10 Minuten (15 Versuchstage). Unterbrochene Linie: Beginn der Fütterung

Jedes hinzukommende Tier wurde kurz beleckt. Es folgte eine Ruhepause von 30 bis 60 min, die durch eine ausgedehnte Putzphase beendet wurde. Während dieses Aktivitätsschubs war sehr intensives gegenseitiges Belecken zu beobachten.

4. Die Verteilung der sozialen Verhaltensweisen zwischen den Einzeltieren

Die sozialen Verhaltensweisen traten nicht gleichmäßig zwischen den 5 Fledermäusen auf. Am ausgeglichensten war das gegenseitige Beschnuppern verteilt; nur das lebhafte Jungtier J_1 beschnupperte die anderen Artgenossen etwas häufiger. Das Belecken zeigten am ausgeprägtesten die beiden ♀♀ M_1 und M_3. Beide bevorzugten stark das jüngste Tier J_3, das besonders von der eigenen Mutter immer sehr lange und ausgiebig

Tabelle 1

Die Verteilung der sozialen Verhaltensweisen zwischen den einzelnen Tieren

($\bar{x} \pm s$; $n = 15$ Versuchstage)

		♂A	M_1	M_3	♀J_1	♀J_3	Σ
	B		1,5	1,2 ± 0,9	0,7	2,8 ± 1,5	95
	L		2,6 ± 2,2	1,0	0,8	0,1	69
♂A	A		0	0	0	0	0
	S		1,1	2,2	0,2	0,06	54
	K		0,4	0,4	0,1	0,9	29
	B	1,0		2,2 ± 1,8	3,8 ± 2,0	2,8 ± 2,3	108
	L	3,3 ± 3,1		5,2 ± 4,0	3,4 ± 2,5	5,7 ± 4,0	265
M_1	A	0,1		0,06	0,4	0,3	14
	S	1,0		1,0	0,3	0,1	38
	K	0		0,1	0,06	0	3
	B	1,8 ± 1,5	1,6		2,2 ± 2,0	1,2	104
	L	1,4	3,5 ± 3,3		5,8 ± 3,2	12,4 ± 4,2	348
M_3	A	0,06	0		0,2	0	4
	S	2,4	1,2		0,2	0,06	58
	K	0,2	0		0,2	0	7
	B	2,0 ± 1,7	8,2 ± 3,0	4,7 ± 2,8		5,4 ± 2,8	307
	L	2,4 ± 1,0	1,7 ± 1,4	8,1 ± 4,3		3,0 ± 1,8	227
♀J_1	A	0,6	0,8	0,3		0,6	37
	S	0,4	0,2	0,2		0,06	14
	K	0,9	0	0,3		0,2	23
	B	2,0 ± 1,8	3,8 ± 2,9	2,0 ± 1,5	2,7		160
	L	0	0,06	0,06	0,1		4
♀J_3	A	0,4	0,8	0,4	1,2 ± 1,0		44
	S	0,1	0,2	0	0		6
	K	0	0	0	0		0

Senkrecht: aktives Tier; waagerecht: passives Tier. B = Beschnuppern; L = Belecken; A = Armheben; S = Breitseitschieben; K = Kampf. Σ = Gesamtzahl der Verhaltensweisen in 15 Versuchen.

beleckt wurde. J_3 beleckte selbst jedoch nur viermal ein anderes Tier. Intensives Belecken fand auch zwischen den adulten Fledermäusen statt. Das Armheben kam hauptsächlich bei den zwei Jungtieren, selten bei den beiden ♀♀, nie bei ♂ A vor. Ein aggressives Verhalten zeigten alle Tiere außer J_3, das nur sechsmal am Futterplatz mit geringer Intensität das Breitseitschieben versuchte. Der größte Anteil des Breitseitschiebens und der Kämpfe entfiel auf die 3 adulten Tiere; nur beim ♂ A waren fast 50% der Kämpfe gegen J_3 gerichtet. Die Rangordnung, wie sie sich aus der Reihenfolge beim Fressen ergab (Abb. 10), spiegelte sich auch in der Verteilung der aggressiven Verhaltensweisen wider. Das ranghöchste Tier M_1 wurde lediglich von dem rangtiefen ♂ A ab und zu angegriffen. Es kämpfte selbst nur dreimal, sondern setzte sich mit Breitseitschieben durch. Die rangnahen Tiere M_3 und ♂ A maßen ihre Kräfte besonders häufig im Breitseitschieben, das manchmal in Kampf überging. Jungtier J_1, dessen Stellung noch nicht befestigt war, griff auffallend oft das ♂ A an. Bei J_3 waren die aggressiven Verhaltensweisen noch nicht zu beobachten; es wurde auch — außer von ♂ A — nicht angegriffen. Wie diese Untersuchungen ergeben haben,

sind bei selbständigen Jungtieren verschiedene Verhaltensweisen — wie Kampf und Belecken — noch nicht ausgeprägt. Sie werden von den adulten ♀♀ ohne Aggressivität behandelt und erfahren den größten Anteil der sozialen Fellpflege.

III. Das Beuteverhalten der juvenilen Vampirfledermäuse

Die Spezialisierung der Vampirfledermäuse erfordert vom Jungtier, sobald es selbständig auf Nahrungssuche ausfliegt, das Erkennen und Auffinden der Beutetiere und die Fähigkeit der Bißdurchführung zur Blutaufnahme. Diese Verhaltensweisen könnten angeboren sein, sie könnten jedoch auch, durch Nachahmung der Mutter, individuell erlernt werden. Die Art und Weise, wie *Desmodus* ein Beutetier auffindet, können nur Freilanduntersuchungen klären. Unsere Experimente sollten über den Ablauf des Nahrungsbisses der Vampirfledermäuse Aufschluß geben und aufzeigen, ob von *Desmodus* ein Säugetier angeborenermaßen als Beute erkannt wird.

Als Beutetiere dienten Meerschweinchen, die sich wegen ihres ruhigen Temperamentes und ihrer geringen Größe gut für diese Versuche eignen. Die Meerschweinchen wurden einzeln ca. 1 Stunde im Beobachtungsraum belassen und die Fledermäuse anschließend mit Rinderblut nachgefüttert. Im allgemeinen konnte jedes Meerschweinchen pro Woche einmal zu den Versuchen herangezogen werden; Todesfälle durch Exsanguination traten nur selten auf. Diese Experimente erstreckten sich über 4 Monate, in denen an 48 Versuchstagen alle Fledermäuse, außer J_4, in unterschiedlicher Kombination verwendet wurden. Einen genauen Aufschluß über den Bißmechanismus ergaben Selbstversuche mit dem Jungtier J_3 (Abb. 12).

Das Beuteverhalten der Vampirfledermäuse war in diesen Versuchen sehr konstant: Nach dem Öffnen der Schlafkästen suchen die Vampire meist zielstrebig das Meerschweinchen auf, das bei ihrer Annäherung keinerlei Reaktionen zeigt. Die Fledermäuse umkreisen es einige Male und schnuppern an verschiedenen Körperregionen des Beutetieres, wobei sie manchmal den Kopf tief in dessen Fell schieben (Abb. 11). Nach mehreren Minuten beginnen sie an einer Stelle zu lecken. Zunächst berührt die weit aus dem Maul herausgestreckte Zunge leicht die Haut des Meerschweinchens. Es schließt sich ein vorsichtiges Betippen an, das in ein ständig heftiger werdendes Belecken einer Hautpartie von 1 bis 1,5 cm Durchmesser übergeht (in den Selbstversuchen war dabei eine Einspeichelung des beleckten Gebietes feststellbar). Nach ca. 1 Minute nähert sich — unter fortgesetztem Belecken — das leicht geöffnete Maul der Haut, bis es diese berührt. Die Frequenz des Leckens steigert sich bis ca. 3 Bewegungen pro Sekunde, der Durchmesser der beleckten Stelle beträgt jetzt nur noch ca. 0,5 cm. Diese Phase dauert 3 bis 10 Minuten. Während dieser Zeit verstärkt sich der Andruck des Maules



Abb. 11: Zwei Vampirfledermäuse beim Fressen am Meerschweinchen

an den Körper der Beute, das Maul schließt sich langsam, wobei eine Hautfalte zwischen obere und untere Incisivi eingeklemmt wird. Die Zunge tippt mit langsamerer Frequenz weiter an die Haut. Plötzlich stemmt sich der Vampir gegen das Beutetier, wobei die Hinterextremitäten den ganzen Körper nach vorn schieben. Gleichzeitig erfolgt ein Schließen der Kiefer, unterstützt von einer Nickbewegung des Kopfes. Hierbei wird die zwischen den Zähnen befindliche Hautpartie samt Haaren herausgebissen. Das Meerschweinchen reagiert auf den Biß durch ein kurzes Quieken und Zucken. Die Fledermaus springt einige Zentimeter zurück und speit den Hautfetzen und die abgebissenen Haare aus (ein Abknabbern der Haare vor dem Biß konnte nicht beobachtet werden). Danach kehrt der Vampir zur Wunde zurück und leckt das austretende Blut auf.

Neben diesem typischen Biß tritt noch eine Modifikation auf: Bei der Bißvorbereitung wird keine Hautfalte zwischen die Zähne genommen, sondern nach kurzem Belecken und Berührung der Haut mit dem Maul wird durch eine rasche Abwärtsbewegung des Kopfes eine winzige, oberflächliche Wunde mit dem oberen Incisivi gerissen. Gelingt es der Fledermaus beim Biß nicht, die Haut zu durchdringen, werden erneute Beißversuche unternommen. Beide Arten des Bisses konnten an Meerschweinchen und im Selbstversuch festgestellt werden.



Abb. 12. Desmodus beim Beißen am menschlichen Finger — *Oben:* Vorbereitendes Belecken der Haut — *Mitte:* Andrücken des leicht geöffneten Maules vor dem Biß— *Unten:* Auflecken des Blutes aus der Wunde

Beim Fressen liegt die gespaltene Unterlippe entweder dem Wundrand an, oder nur die Sinneshaare des Unterkiefers berühren den Körper des Beutetieres. Zum Aufnehmen des Blutes wird die Zungenspitze 2—3 mm vor- und zurückbewegt. Die Frequenz beträgt maximal 5 Zungenbewegungen pro Sekunde. Durch leichte Drehun-

gen der Zungenspitze wird die gesamte Wundfläche bestrichen. Das Blut fließt durch zwei Rinnen auf der Zungenunterseite in das Maul, die Oberseite wird vom Blut nicht benetzt (MANN 1950; VILLA-R. 1958). Eine nur leicht blutende Wunde wird durch die Bewegung der Zungenspitze vertieft, wobei weitere Kapillaren eröffnet werden. Dies läßt sich gut an Ohrwunden beobachten, bei denen nach einiger Zeit das Ohr vollständig perforiert werden kann. Fließt trotz Zungenbewegung nicht genügend Blut aus der Wunde, kommt es in der Regel zu einem oder mehreren Nachbissen, oder die Fledermaus sucht eine neue Bißstelle.

Bei den Selbstversuchen wurde ein Finger durch eine Öffnung in den Beobachtungsraum gesteckt (Abb. 12). In 12 Versuchen biß das Jungtier J_3 in die Fingerbeere und leckte das austretende Blut auf. Der tiefe Biß schmerzte wenig, und die Wunde blutete lange Zeit stark. Beim schnellen, flachen Biß war kein Schmerz zu empfinden; die Wunde (1 mm ∅) blutete nur gering.

Das oben beschriebene Beißverhalten traf sowohl für adulte als auch für juvenile Tiere zu. Die drei Jungtiere waren bei der ersten Begegnung mit einem Beutetier unterschiedlich alt: ♀ J_1 9 Monate, ♂ J_2 8 Monate, ♀ J_3 6 Monate. Schon vor diesem Zeitpunkt hatten sie defibriniertes Rinderblut gefressen.

Das Verhalten der drei Jungtiere gegenüber dem Meerschweinchen unterschied sich in einigen Punkten. Das älteste Tier ♀ J_1 zeigte sich während der ersten drei Versuchstage dem Meerschweinchen gegenüber als sehr schreckhaft. Erst am 4. Tag begann es mit dem Beschnuppern, steckte aber bereits am folgenden Tag seinen Kopf in dessen Fell. Die ersten Beißversuche traten am 6. Versuchstag auf: es kratzte dabei — nach mehreren Anläufen — eine oberflächliche Wunde am Ohr und leckte einige Tropfen des herabfließenden Blutes auf. Am 9. Tag erfolgte der erste echte Biß: nach 18 Beißversuchen gelang ihm eine kleine Wunde an der Nase des Meerschweinchens. Das Blut wurde diesmal direkt aus der Wunde aufgenommen. Während der folgenden 10 Tage vervollkommnete sich die Beißtechnik. Es mußte jedoch meist mehrmals nachbeißen, ehe die Wunden genügend Blut lieferten.

Das ♂ J_2 beleckte schon beim ersten Kontakt mit dem Meerschweinchen dessen Fell und fraß am gleichen Tag aus einer Wunde, die ein adultes Tier gebissen hatte. Dieses Verhalten änderte sich auch in den nächsten 5 Tagen nicht. Am 7. Tag erfolgte ein sehr oberflächlicher Biß ins Ohr (Abb. 13), einen Tag später der erste tiefe Biß. Von diesem Zeitpunkt an war das Beißverhalten nicht mehr von dem der adulten Fledermäuse zu unterscheiden, auch wurde regelmäßig Blut aus selbstgebissenen Wunden aufgenommen.

Ganz anders verhielt sich das jüngste Tier ♀ J_3. Kaum hatte es das Meerschweinchen bemerkt, lief es darauf zu. Es begann sofort mit dem Beschnuppern und Belecken, biß eine tiefe Wunde in einen Vorderfuß und fraß daraus. Ein adultes Tier war dabei nicht in der Nähe. In allen weiteren Versuchen gelang es J_3, an den

Abb. 13. Vampirfledermaus frißt am Ohr eines Meerschweinchens

Meerschweinchen zu beißen und zu fressen, bevorzugt an den Extremitäten (die Bißstellen der anderen Fledermäuse ergeben sich aus Tab. 2). Es kam häufig vor, daß sich das Meerschweinchen auf die Seite legte und dabei die Bißstelle verdeckte. J_3 lernte sehr schnell, daß es das Tier zum Aufstehen bewegen konnte, wenn es einen Flügel gegen dessen Flanke stemmte. Genügte diese Berührung nicht, dann sprang es mit allen vier Extremitäten gegen das Meerschweinchen, bis die Wunde wieder frei lag. Dieses Jungtier zog in jedem Fall das Beutetier dem gleichzeitig angebotenen defibrinierten Rinderblut vor. Im Gegensatz dazu nahmen die adulten Tiere ♀ B und M_2 niemals Blut vom Meerschweinchen auf. Tier B lief immer gezielt zur Futterstelle und wartete dort, bis nach einer Stunde das Trinkröhrchen mit Blut eingeschoben wurde.

Tabelle 2

Verteilung der Bißstellen an Meerschweinchen

	bis 10	10 bis 20 Tage
Nase	A AAAAA M OOO	AA MM M M O
Augenlider		O
Ohren	O X X	OO O
Schulter/Hals	M M	
Vorder-extremitäten	X	A M M MM
Flanke/Bauch	M	O
Hinter-extremitäten	A A M MM X	AAA MMM M O
Hinterleib	A	O

Horizontal: Versuchstage. A = ♂A; M = ♀M_1; O = ♀J_1; X = ♂J_2.

Das Verhalten des Jungtieres J_3 zeigt eindeutig, daß das Erkennen des Beutetieres angeboren ist. Auch das Beißverhalten muß nicht durch Nachahmen der adulten Tiere erlernt werden. Möglicherweise nimmt die angeborene Disposition zum Erkennen der Beute und zur Durchführung des Bisses im Laufe der Jugendentwicklung ab, worauf das Verhalten der beiden älteren Tiere hinweist.

Diskussion

Die Fortpflanzungsbiologie der Vampirfledermäuse unterscheidet sich in mancherlei Hinsicht von der anderer Fledermausarten. Zuerst fällt die sehr lange Tragzeit auf. Das ♀ M_3 war fast 5 Monate vor der Geburt von J_4 isoliert worden. Zu dieser Zeit war die Embryonalblase schon gut tastbar; eine Kopulation konnte ca. 7 Monate vor der Geburt beobachtet werden. Dieses ♀ hatte drei Monate vor der Kopulation das Jungtier J_3 geboren. Die Tragzeit von *Desmodus* entspricht der von *Pteropus giganteus* (Neuweiler 1969), die Anfang August kopulieren und Anfang März ihre Jungen bekommen. Für europäische Arten gibt Eisentraut (1936) Tragzeiten von 55 bis 75 Tagen an. Die Entwicklung des Embryos ist bei *Desmodus* durch Palpation gut zu verfolgen; daraus läßt sich schießen, daß eine verzögerte Ovu-

lation und eine Speicherung der Spermien nicht auftritt. Entsprechend der langen Tragzeit ist das Junge bei der Geburt gut entwickelt; auf dem Rücken ist es dunkel, flaumig behaart; die Augen sind schon am ersten Tag geöffnet. Hierin unterscheidet es sich von allen anderen beschriebenen Fledermausjungen, die blind geboren werden. Die körperliche Entwicklung verläuft bei *Desmodus* langsamer als bei anderen Arten (vgl. Abb. 3). Während bei den europäischen Fledermäusen nach 2 bis 3 Monaten das Adultgewicht erreicht wird, benötigen die Vampire 9 bis 10 Monate. Der körperliche Kontakt zur Mutter wird sehr lange aufrecht erhalten. In dieser Hinsicht gleicht *Desmodus* dem Riesenflughund (NEUWEILER 1969), aber *Pteropus* nimmt seine Jungen in den ersten 2 Monaten mit auf Nahrungssuche, *Desmodus* höchstens in den ersten Lebenstagen. Im Laborversuch war nicht zu klären, ob und wie lange *Desmodus* sein Junges mit auf Nahrungssuche nimmt, da der kurze Weg zum Futter keinen Vergleich mit der Beutesuche und Nahrungsaufnahme im natürlichen Biotop zuläßt. Bei Freilanduntersuchungen in Mexiko konnte nie ein Weibchen mit Jungtier außerhalb der Schlafplätze gefangen werden (SCHMIDT, GREENHALL und L.-FORMENT 1971). Dies würde die Feststellungen von ROER (1968) und DAVIS (1970) bestätigen, daß Microchiropteren ihre Jungtiere nicht mit auf Nahrungssuche nehmen. Bei Störungen tragen auch Vampirfledermäuse ihre Jungen bis zu einem Alter von 2 Monaten (Gewicht 18 g) mit sich (vgl. CRESPO et al. 1970). Mit 8 bis 10 Wochen erlangen die jungen Vampire ihre Flugfähigkeit.

Im Gegensatz zu insektenfressenden Fledermäusen, bei denen die Umstellung von der Milch- auf die Insektenernährung abrupt verläuft, benötigen die juvenilen Vampire zum Übergang von Milch auf Blut mehrere Monate. Es konnte nicht festgestellt werden, wann die Jungtiere das erste Mal selbständig Blut aufnahmen; der Blutkonsum eines 6 Monate alten Tieres betrug nur 1—2 ml/d, von dem der größte Teil wieder ausgewürgt wurde. Aus unseren Beobachtungen läßt sich schließen, daß das Jungtier vom 4. Monat an von der Mutter mit geringen Mengen Blut gefüttert wird; vom 5. bis 6. Lebensmonat an begleitet es die Mutter auf Nahrungssuche. Während die Mutter frißt, reitet das Junge bei ihr auf, wartet bis sie satt ist und leckt danach selbst einige Tropfen Blut aus der Wunde. Im Laufe der Zeit beginnt es, eigene Wunden zu beißen. Der Kontakt zwischen Mutter und Jungtier bei der gemeinsamen Nahrungssuche wird durch die Stimmfühlungslaute beider Tiere aufrecht erhalten. Neben dem allmählich zunehmenden Blutkonsum nimmt das Junge bis zum 9. Monat Milch von der Mutter zu sich. Wie Isolationsversuche mit einem hier nicht aufgeführten Jungtier gezeigt haben, benötigt das Junge die Milch, da ein 7 Monate altes Tier trotz Blutaufnahme innerhalb von 3 Tagen starken Gewichtsverlust und Kräfteverfall erlitt, der schnell behoben wurde, als wir das Muttertier dazu setzten. Bei Untersuchungen des Magen- und Darminhaltes wurden von GREENHALL (mündl. Mitteilung) häufig Blut- und Milchreste gleichzeitig bei anscheinend adulten Vampirfledermäusen gefunden. Unsere Ergebnisse machen es wahrscheinlich, daß es sich dabei um juvenile Tiere gehandelt haben muß. Die jungen Vampirfledermäuse wurden nicht nur von der eigenen Mutter gesäugt, sondern tranken mehrmals auch an anderen laktierenden ♀♀. Der lange Zusammenhalt von Mutter und Jungtier ist vermutlich dadurch bedingt, daß sich das Darm- bzw. Exkretionssystem nur langsam von der Milch- auf die Bluternährung umstellen kann.[4] Ein Erlernen des Beuteverhaltens erscheint unnötig, da zumindest das Erkennen des Beutetieres sowie das Beißen der Nahrungswunde angeboren ist.

Wie GREENHALL (1972) in Laborversuchen festgestellt hat, greift *Desmodus* nicht nur Warmblüter an, sondern frißt auch an Reptilien und Amphibien. Die Vampir-

[4] Möglicherweise spielt dabei die Aufnahme von Kot eine Rolle. Bei allen Jungtieren konnte im Alter von 5 bis 7 Monaten regelmäßig Koprophagie beobachtet werden.

fledermäuse unterscheiden dabei nicht zwischen harmlosen Tieren und carnivoren Räubern, von denen sie selbst getötet und gefressen werden. Demnach scheint *Desmodus* kein angeborenes Feindbild zu besitzen. Ein Schutz vor gefährlichen Irrtümern könnte darin bestehen, daß die meisten der Feinde tagaktiv sind und sich nachts entweder in unzugänglichen Schlupfwinkeln befinden oder im Schlaf keine Gefahr für die Vampire darstellen. Die nachtaktiven Räuber werden ohnehin nicht angegriffen, da die Fledermäuse bei der geringsten Bewegung ihnen unbekannter Objekte fliehen, während sie sich auch durch starke Bewegung der üblichen Beutetiere, wie z. B. Rindern und Pferden, nicht stören lassen.

Von allen bisher untersuchten Fledermausarten besitzen die Vampirfledermäuse die längste Jugendentwicklung. *Pteropus giganteus* wird mit 5 Monaten selbständig (Neuweiler 1969), *Nyctalus noctula* mit 8 Wochen und *Plecotus auritus* mit 6 Wochen (Eisentraut 1936). Während der Juvenilphase unterscheidet sich das soziale Verhalten von *Desmodus* von dem der adulten Tiere: Die Jungen belecken ihre Artgenossen selbst nicht, werden jedoch von den ♀♀ sehr häufig beleckt. Sie sind noch nicht aggressiv und zeigen bei Annäherung eines Artgenossen das Armheben, das möglicherweise als Demutsgebärde eine aggressionshemmende Wirkung besitzt.

In diesen Untersuchungen konnte an Meerschweinchen und in Selbstversuchen der Mechanismus des Vampirbisses geklärt werden. Dabei zeigte sich, daß 2 Typen des Bisses vorkommen: Bei dem von Storch (1968) an Hand von funktionsmorphologischen Untersuchungen postulierten echten Biß wird eine stark blutende Wunde hervorgerufen, die einen Durchmesser von 3 bis 4 mm und eine Tiefe von 1 bis 2 mm hat. Seltener — besonders von Jungtieren — wird durch wiederholtes Anreißen mit den oberen Incisivi eine kleine, wenig blutende Wunde gekratzt. Der echte Biß ist wenig schmerzhaft; es kann nicht ausgeschlossen werden, daß durch das vorhergehende, intensive Belecken und Einspeicheln der Haut eine leichte Anästhesie bewirkt wird. Die dabei aufgetragene geringe Menge an Speichel konnte jedoch nicht auf eine anästhesierende Wirkung hin geprüft werden. Ein „shaving bite" mit den oberen Canini, eine „rasping wound" mit der Zungenspitze und ein „bore bite" wurden nie beobachtet (Greenhall, im Druck). Auch eine depilatorische Wirkung des Speichels war nicht nachweisbar.

Die hier beschriebenen Verhaltensweisen sind ausschließlich im Labor beobachtet worden. Freilanduntersuchungen müssen klären, ob die Jugendentwicklung von *Desmodus* unter natürlichen Bedingungen gleich verläuft.

Zusammenfassung

Die Vampirfledermäuse, *Desmodus rotundus*, nehmen hinsichtlich ihrer Fortpflanzungsbiologie und Jugendentwicklung eine Sonderstellung innerhalb der Microchiropteren ein. Ihre Tragzeit dauert ca. 7 Monate. Die körperliche Entwicklung der Jungtiere verläuft sehr langsam; erst nach 9 bis 10 Monaten wird das Adultgewicht erreicht. Die Umstellung von der Milch- zur Bluternährung geht stufenweise vor sich: Während der ersten 3 bis 4 Monate ernährt sich das Junge ausschließlich von der Milch der Mutter, später wird es mit geringen Mengen Blut gefüttert. Vom 5. bis 6. Monat an begleitet es die Mutter auf Nahrungssuche; es nimmt zu dieser Zeit Milch und Blut zu sich. Bis zum 9. Monat konnte Säugen beobachtet werden. Der Kontakt zwischen Mutter und Jungtier wird durch soziale Laute aufrecht erhalten. Das Erkennen des Beutetieres und die Durchführung des Bisses sind angeboren.

Das Verhaltensinventar der juvenilen Vampirfledermäuse unterscheidet sich von dem der adulten Tiere: Sie zeigen noch keine soziale Fellpflege, werden selbst aber von ♀♀ sehr häufig beleckt. Aggressives Verhalten ist bei ihnen noch nicht ausgeprägt. Das „Armheben" (Anheben des zusammengefalteten Flügels bei Annäherung eines Artgenossen) kommt fast ausschließlich bei juvenilen Tieren vor. Es besitzt möglicherweise eine aggressionshemmende Wirkung.

An Meerschweinchen und in Selbstversuchen konnte der Mechanismus des Vampirbisses geklärt werden.

Summary

The juvenile development of the vampire bats, Desmodus rotundus

The juvenile development of the vampire bat *Desmodus rotundus* differs strikingly from that of other Microchiroptera. The gestation period lasts about 7 months. The physical development of the young ones is very slow; it takes 9 to 10 months till they reach adult weight. In laboratory experiments it has been found that the change from milk to blood takes place in several steps: During the first 3 months the young one lives entirely on the milk of the mother. Later it is fed mouth to mouth with small quantities of blood. At an age of 5 to 6 months it accompanies its mother to the prey. Usually the juvenile leans on the back of the mother, while the adult is feeding and takes up some drops of blood out of the wound when she has finished. At a later stage it bites its own wound. Suckling has been observed till an age of 9 months. The female sometimes suckles a foreign juvenile as well as her own. The contact between the mother and its young one is kept up by social calls of both animals.

The recognition of the prey and the biting is innate. A naive 6-month old juvenile born in captivity, bit and fed at a guinea pig at the first encounter.

The behaviour of the juveniles differs in many respects from that of the adults. They show no social grooming but get the most of the social grooming of the adult females. Aggressive behaviour is not seen in the young and they have a special gesture (lifting of one folded wing and bending the body to the side, when beeing approached by another vampire bat), which possibly suppresses aggression in adults.

The biting mechanism has been studied by observing *Desmodus* feeding on both guinea pigs and humans. There are two types of bites:

1. The normal bite is inniciated by sniffing at the prey and licking for 3 to 5 minutes at the feeding site. Then the opened mouth is pressed against the skin and a fold of skin squeezed between the jaws. By closing the jaws, accompanied by a nodding movement of the head, a piece of skin with the attached hairs is removed.
2. The licking period is very short and biting occurs by a quick scratch with the upper incisivi. The wound so produced is small. Both types of bite cause little pain.

Literatur

Björmann, N. H.; Wimsatt, W. A. (1968): The allantoic placenta of the vampire bat *(Desmodus rotundus murinus):* A reinterpretation of its structure based on electron microscopic observations. Anat. Rec. **162**, 83—98.

Burns, R. J. (1970): Twin vampires born in captivity. J. Mamm. **51**, 391—392.

Crespo, R. F.; Burns, R. J.; Linhart, S. B. (1970): Load-lifting capacity of the vampire bat. J. Mamm. **51**, 627—629.

Davis, R. (1969): Growth and development of young pallid bats, *Antrozous pallidus.* J. Mamm. **50**, 729—736.

— (1970): Carrying of young by flying female north american bats. The American Midland Naturalist **83**, 186—196.

Eisentraut, M. (1936): Zur Fortpflanzungsbiologie der Fledermäuse. Z. f. Morphol. u. Ökol. d. Tiere **31**, 28—63.

— (1957): Aus dem Leben der Fledermäuse und Flughunde. VEB Gustav Fischer Verlag, Jena.

Engländer, H. (1952): Beiträge zur Fortpflanzungsbiologie und Ontogenese der Fledermäuse. Bonn. zool. Beitr. **3**, 221—230.

Greenhall, A .M. (1965): Notes on behaviour of captive vampire bats. Mammalia **29**, 441 bis 451.

— (1972): Studies of the vampire bat, *Desmodus,* and wildlife. Film, gezeigt auf 3rd Int. Bat Res. Conf., Plitvice, Yugosl.

— (im Druck): The biting and feeding habits of the vampire bat, *Desmodus rotundus* (Geoffroy).

Kulzer, E. (1962): Über die Jugendentwicklung der Angola-Bulldogfledermaus *Tadarida (Mops) condylura* (A. Smith, 1833) (Molossidae). Säugetierkundl. Mitt. **10**, 116—124.

Mann, G. (1950): Succión de sangre por *Desmodus.* Invest. Zool. Chile. **1**, 7—8.

Neuweiler, G. (1959): Verhaltensbeobachtungen an einer indischen Flughundkolonie *(Pteropus g. giganteus* Brünn). Z. Tierpsychol. **26**, 166—199.

Novick, A. (1960): Successful breeding in captive *Artibeus.* J. Mamm. **41**, 508—509.

Roer, H. (1968): Nehmen die Weibchen des Mausohrs, *Myotis myotis* (Borkhausen), ihr Neugeborenes auf ihren Nahrungsflügen mit? Z. Tierpsychol. **25**, 701—709.

SCHMIDT, U. (1972): Die sozialen Laute juveniler Vampirfledermäuse *(Desmodus rotundus)* und ihrer Mütter. Bonn. zool. Beitr. **23**, 310—316.

SCHMIDT, U.; GREENHALL, A. M.; L.-FORMENT, W. (1971): Ökologische Untersuchungen der Vampirfledermäuse *(Desmodus rotundus)* im Staate Puebla, Mexiko. Z. Säugetierkunde **36**, 360—370.

SCHMIDT, U.; VAN DE FLIERDT, K. (im Druck): Innerartliche Aggression bei Vampirfledermäusen *(Desmodus rotundus)* am Futterplatz. Z. Tierpsychol.

STEPHAN, H.; PIRLOT, P. (1970): Volumetric comparisons of brain structures in bats (an attempt at a phylogenetic interpretation). Bijdragen tot de Dierkunde **40**, 95—98.

STORCH, G. (1968): Funktionsmorphologische Untersuchungen an der Kaumuskulatur und an korrelierenden Schädelstrukturen der Chiropteren. Abh. Naturforsch. Ges. **517**, 1—92.

VILLA — R., B. (1966): Los murcielagos de Mexico. Inst. Biol., Univ. Nac. Auton. Mexico. XI, 325 pp.

WICKLER, W.; UHRIG, D. (1969): Verhalten und ökologische Nische der Gelbflügelfledermaus, *Lavia frons* (Geoffroy) (Chiroptera, Megadermatidae). Z. Tierpsychol. **26**, 726—736.

WIMSATT, W. A. (1954): The fetal membranes and placentation of the tropical american vampire bat *Desmodus rotundus murinus.* Acta anat. **21**, 285—344.

WIMSATT, W. A.; GUERRIERE, A. (1962): Observations on the feeding capacities and excretory functions of captive vampire bats. J. Mamm. **43**, 17—27.

WIMSATT, W. A.; TRAPIDO, H. (1952): Reproduction and the female reproductive cycle in the tropical american vampire bat, *Desmodus rotundus murinus.* Am. J. Anat. **91**, 415 bis 446.

Anschrift der Verfasser: Dr. UWE SCHMIDT und UWE MANSKE, Zoologisches Institut der Universität, 53 Bonn, Poppelsdorfer Schloß, Germany

Fellverdunklung beim Hauskaninchen nach Kälteeinwirkung

Von HEIDI BIEBER[1]

Aus dem Zoologischen Institut der Universität Bonn
Arbeitsgruppe Mammalogie

Eingang des Ms. 8. 8. 1972

Der Zusammenhang zwischen Fellfärbung und klimatischen Faktoren wie Temperatur oder Feuchtigkeit ist seit langem bekannt (Glogersche Regel, neu formuliert von K. GOERNITZ 1923): „Innerhalb eines Warmblüter-Rassenkreises weisen die in wärmeren und feuchteren Gebieten beheimateten Rassen eine stärkere Melaninpigmentierung auf als die Rassen kühlerer und trockener Gebiete. In trockenheißen Gebieten lebende Rassen haben wenig oder keine schwarzbraunen Melanine, aber viel gelb- oder rotbraune Melanine (= Wüstenfärbung). In kälteren Gebieten haben die Rassen weniger rotbraune Melanine, und in arktischen Gebieten sind auch die schwarzbraunen Melanine reduziert (= Polarfärbung)." Die Gültigkeit der sog. Klimaregeln ist an vielen Tiergruppen belegt worden (RENSCH 1936; MAYR 1956).

Erst in jüngerer Zeit haben verschiedene Autoren versucht, die Bedeutung der Einflüsse von Temperatur bzw. Feuchtigkeit getrennt zu werten (AMTMANN 1965; KNIP-

[1] Für die Förderung dieser Arbeit danke ich der Deutschen Forschungsgemeinschaft.

Z. Säugetierkunde 38 (1973) 33—38

RATH 1967). Dabei konnte gezeigt werden, daß Temperatur und Feuchtigkeit unabhängig voneinander die Helligkeit eines Felles beeinflussen, daß jedoch die Feuchtigkeit meist die stärkere Wirkung auf die Fellfarbe auszuüben vermag.

Im Experiment wurde bisher nur der Zusammenhang von Färbung und Feuchtigkeit in wenigen Fällen nachgeprüft (BEEBE 1907). Erhöhte Feuchtigkeit bei sonst konstanten Bedingungen rief bei Nagern und Vögeln eine deutliche Zunahme des Pigments hervor.

Eindeutig umgekehrt und der Gloger-Regel widersprechend ist die Abhängigkeit der Pigmentierung von der Temperatur beim Russenkaninchen (DANNEEL 1941). Es besitzt statt des C-Faktors für volle Ausfärbung ein Allel der Albinoserie, nämlich den sog. Russenfaktor = c^h. Unterhalb einer bestimmten Hauttemperatur schwärzen sich bei der Haarneubildung die sonst weißen Partien im Fell des Russenkaninchens. Auch AMTMANN (1965) fand der Gloger-Regel zuwiderlaufende Korrelationen von Temperatur und Fellfarbe: „Die Individuen der in relativ warmen Gebieten lebenden Populationen sind relativ hell, der in kühleren Gebieten lebenden relativ dunkel.“ Die Korrelation zwischen Intensität der Pigmentierung und Feuchtigkeit hingegen gilt allgemeiner.

Um den Einfluß der Feuchtigkeit auf den Fellfarbton auszuschließen, untersuchte ich wildfarbige Hauskaninchen, die seit vielen Jahren im Institut gehalten werden und in der Färbung Wildkaninchen stark ähneln. Erste Hinweise für eine mögliche direkte Einwirkung niedriger Temperaturen auf die Fellhelligkeit erhielt ich von Prof. LUBNOW. Er hatte beobachtet, daß in Jahren mit zwei- bis dreiwöchiger Frostperiode im Frühjahr einige der Hauskaninchen nach der Frühjahrsmauser fast schwarze Flecken an den Flanken zurückbehalten hatten. Die Ställe aller Kaninchen stehen üblicherweise im Freien; an den Tieren, die später die Mauserflecken aufwiesen, waren auch während der Frostperiode Untersuchungen an ihrem wildfarbigen Haarkleid vorgenommen worden. Die Versuchstiere hatte man während der Versuchsdauer von etwa zwei Monaten beinahe täglich zur Kontrolle aus ihren Käfigen herausgenommen, und ihre Felle hatten durch die mechanische Reibung beim Herausnehmen an den Flanken ungewöhnlich früh mit der Mauser begonnen (SCHWANITZ 1938).

Material und Methoden

Meine ersten Versuche an den „Kälteflecken“ fanden in der Frostperiode des Winters 1965/66 statt; die Ergebnisse sind Teil meiner Dissertation, sie wurden jedoch noch nicht veröffentlicht, da zur statistischen Sicherung weitere Untersuchungen nötig waren.

Für alle späteren, hier zitierten Versuche benutzte ich eine Kältekammer, in der jeweils zwei Tiere bei genau 0° C gehalten wurden. Den Tieren zupfte ich bei Versuchsbeginn eine größere Fläche auf dem Rücken kahl und ermittelte aus einem Büschel des normalen Haarkleides die Bindenbreite, Spitzenlänge, die Summe beider (= k_1) und die mittlere Haarlänge sowohl der Deck- als auch der Wollhaare (BIEBER 1969). Nach 56, 14 bzw. 8 Tagen kamen die Tiere aus der Kältekammer wieder in die Ställe. Alle Versuche fanden im Hochsommer statt, so daß die wöchentlichen Durchschnittstemperaturen über 15° C lagen. Jeweils zwei Monate nach Versuchsbeginn entnahm ich die inzwischen ausgewachsenen Haare (CLEFFMANN 1953) aus der Versuchsstelle und bestimmte auch an ihnen Haarmuster und Haarlängen. Messungen der Helligkeit an der Versuchsstelle vor und nach der Kälteeinwirkung mit Hilfe des Elrephos (LUBNOW u. NIETHAMMER 1964) waren nicht möglich, da hierfür abgezogene Felle gebraucht werden.

Meine Versuchstiere waren wildfarbige, sogenannte Schwarzwild-Kaninchen, überwiegend ♀♀, da am Institut zur Zucht nur wenige ♂♂ gehalten wurden. Das gewöhnliche Schwarzwild-Kaninchen ist am Kopf, Rücken und an den Flanken wildfarbig, hat einen hellen bis gelblichen Bauch und besitzt nach NACHTSHEIM die Erbformel $\frac{\text{CEBDAWY}}{\text{CEBDAWY}}$

Bei Versuchsbeginn hatten alle Tiere auf dem Rücken sehr festsitzende Haare, standen also noch außerhalb einer Mauser.

Ergebnisse

1. Tabelle der gemessenen Werte

Tabelle 1 enthält die Meßwerte des Haarfarbmusters und der Haarlängen, wie sie bei Versuchsbeginn vom normalen Fell (Messung I) und nach der Kälteeinwirkung vom nachgewachsenen Fell (Messung II) ermittelt wurden. Die Angaben sind Mittelwerte aus je 50 Haaren für das Haarfarbmuster, aus je 30 Haaren für die Gesamthaarlänge der Deckhaare, aus je 10 Wollhaaren und aus jeweils allen rein schwarzen Deckhaaren der Stichprobe. Die Werte sind in mm angegeben. Außerdem ist der optische Eindruck vermerkt, den die Versuchsstelle nach dem Kälteversuch im Vergleich mit dem umgebenden Fell zeigt.

Tabelle 1

Meßwerte des Haarfarbmusters und der Haarlänge in mm

Tier-Nr. Kältedauer		♂ 888 8 Wochen	♀ 863 8 Wochen	♀ 864 8 Wochen	♀ 818 14 Tage	♀ 862 14 Tage	♀ 897 8 Tage	♀ 898 8 Tage
Messung I	Spitze	6,31	6,08	6,18	5,78	7,28	6,83	6,39
	Binde	6,47	5,62	7,02	2,65	8,76	3,32	3,07
	k1	13,24	11,95	13,37	8,54	16,34	10,33	9,69
	T_{Deck}	36,50	31,22	32,55	34,27	35,15	32,33	34,42
	T_s	39,04	34,50	32,83	36,50	41,63	36,00	37,82
	T_{Woll}	31,50	29,95	29,20	30,40	28,70		
Messung II	Spitze	6,16	5,81	7,04	5,19	7,16	6,47	6,47
	Binde	6,47	6,04	7,20	3,33	9,03	3,62	2,65
	k1	12,94	12,17	14,34	8,74	16,50	10,14	9,22
	T_{Deck}	34,65	28,32	29,50	29,20	30,42	31,65	33,78
	T_s	38,50	30,38	28,00	32,86	31,33	34,60	36,60
	T_{Woll}	31,95	26,75	27,40	27,70	26,25		
Eindruck der Farbänderung		dunkel	stark dunkel	dunkler	etwas dunkler	dunkler	nicht erkennbar	nicht erkennbar

T_{Deck} = Gesamthaarlänge der Deckhaare. — T_s = Gesamthaarlänge der schwarzen Leithaare. — T_{Woll} = Gesamthaarlänge der Wollhaare.

2. Statistische Prüfgrößen

Entscheidend für die Beurteilung der Versuche ist, wie sich die Messungen I und II zueinander verhalten, in welchen Punkten Abweichungen zu verzeichnen sind und wie sich dadurch die Farbtonverschiebungen erklären lassen. Daher wurde zunächst die Differenz zwischen der Messung II und den Originalwerten der Messung I errechnet (Tabelle 2).

Die jeweils 50 Einzelwerte für das Haarfarbmuster der I. und II. Messung konnten anschließend mit Hilfe eines t-Testes auf ihre Zugehörigkeit zu einer oder zwei verschiedenen Verteilungen geprüft werden. Gleichermaßen getestet wurden die Werte der Gesamthaarlängen von je 30 Deckhaaren, je 10 Wollhaaren und aller angefallenen ganz schwarzen Leithaare (Tabelle 2). Die Tabelle 2 enthält unter den Prüfgrößen des t-Testes die jeweiligen signifikanten Werte der Schranke t_β (für $\beta = 0{,}01$).

3. Analyse der Ergebnisse

Aus den Meßwerten der Tabelle 1 und besonders aus den Prüfgrößen des t-Testes in Tabelle 2 ergibt sich folgendes:

Auf der gezupften Fläche am Rücken der Versuchstiere wuchsen bei einer Kälteeinwirkung von mindestens 14 Tagen Haare nach, die die Versuchsstelle (auch nach Ende des Haarwuchstums) deutlich vom umgebenden Fell abhoben und dunkler erscheinen ließen. Die Ursache der Helligkeitsänderung liegt nicht in einem unterschiedlichen Haarfarbmuster (etwa in einer längeren Spitze), sondern allein in einer Verkürzung der Haarlängen. Auch die Bindenbreiten von Deck- und Wollhaaren waren durch die Kälteeinwirkung nicht verändert worden, so daß ihr Beitrag zur Fell-Helligkeit stets gleich geblieben ist.

Alle Haartypen waren nach der Kälteeinwirkung deutlich kürzer geblieben, aber in sehr unterschiedlichem Maße: Die Leithaare verloren etwa 4—5 mm an der Gesamtlänge, die Deckhaare 3—4 mm und die Wollhaare etwa 2 mm (Tabelle 2). Dadurch ragen die Spitzen von Leit- und Deckhaaren auf der dunkleren Versuchsstelle nicht so stark aus dem wolligen Unterfell heraus. Die Spitzen der Wollhaare verdecken also die hellen Binden der Deckhaare noch mehr und die Binden sind weniger sichtbar.

Die t-Werte aus Tabelle 2 veranschaulichen, daß die Gesamthaarlängen T_{Deck} und T_s bei allen Tieren mit mindestens 14 Tagen Kälteeinwirkung signifikant verschieden sind von den normalen Werten. Bei den Versuchstieren ♀♀ 897 und 898, deren Fell nur 8 Tage der Kälte ausgesetzt war, haben sich keine statistischen Unterschiede in der Gesamthaarlänge ergeben. Beim Haarfarbmuster finden sich dagegen keine Änderungen der Spitzen-, Binden- und k_1-Werte. Es liegen deshalb die Prüfgrößen des t-Testes (bis auf wenige Ausnahmen) weit unter der signifikanten Schranke t_β (Tabelle 2).

Tabelle 2

Differenzen (in mm) zwischen den Messungen I u. II sowie statistische Prüfgrößen mit den jeweiligen Werten für t_β

Tier-Nr.		♂ 888	♀ 863	♀ 864	♀ 818	♀ 862	♀ 897	♀ 898
Differenzen in mm	Spitze	— 0,15	— 0,27	+ 0,86	— 0,59	— 0,12	— 0,36	+ 0,08
	Binde	± 0	+ 0,42	+ 0,12	+ 0,68	+ 0,27	+ 0,30	— 0,42
	k_1	— 0,30	+ 0,22	+ 0,97	+ 0,20	+ 0,16	— 0,19	— 0,47
	T_{Deck}	— 1,85	— 2,90	— 3,05	— 5,07	— 4,73	— 0,68	— 0,64
	T_s	— 0,54	— 4,12	— 4,83	— 3,64	— 10,30	— 1,40	— 1,22
	T_{Woll}	+ 0,45	— 3,20	— 1,80	— 2,70	— 2,45		
t-Werte	Spitze	0,52	0,91	2,51	2,67	0,81	1,54	0,45
	Binde	0,12	1,44	0,68	5,47	0,80	1,72	4,47
	k_1	1,36	1,17	4,12	1,44	1,28	2,09	3,90
t_β		2,63	2,63	2,63	2,63	2,63	2,63	2,63
t_{Deck}		6,08	7,68	5,00	13,99	10,13	1,96	2,27
t_β		2,66	2,66	2,66	2,66	2,66	2,66	2,66
t_s		1,23	5,99	—	6,55	6,30	3,29	3,23
t_β		3,17	3,71	—	3,50	4,03	2,92	3,25
t_{Woll}		0,92	4,90	3,68	4,89	3,06		
t_β		2,88	2,88	2,88	2,88	2,88		

Die Fehlerquellen beim Wiederfinden der ersten Entnahmestelle waren hier besonders groß: Es mußten wesentlich mehr Haare als für eine übliche Haarmustermessung am Rücken des Versuchstieres ausgezupft werden, damit die Kälte auch tatsächlich auf die Haut einwirken konnte und nicht die seitlichen Haare die Versuchsstelle überdecken und mitwärmen konnten. Waren die neuen Haare nach zwei Monaten ausgewachsen, ließ sich die erste Entnahmestelle nur schwer genau wiederfinden. Schon durch leichte Abweichungen der Entnahmestelle kommt es zu solchen Haarmustervariationen, wie bei den ♀♀ 864, 818 und 898 (Bieber 1969; Cleffmann 1953). Für die Gesamthaarlänge ist dies kein Unsicherheitsfaktor, weil die übliche Entnahmestelle (Bieber 1969) in der Region mit den relativ kürzesten Haaren liegt und eine Abweichung der Entnahmestelle höchstens zu größeren T-Werten geführt hätte.

Die Beurteilung der Differenzen zwischen den Messungen I und II bei den ganz schwarzen Haaren ist auch etwas schwieriger, da die Anzahl der gefundenen ganz schwarzen Haare gering ist (zwischen 3 und 10 je Stichprobe) und die Sicherheitsschranken des t-Testes dann besonders groß sind. Für ♀ 864 war deshalb keine Sicherung durch einen t-Test an den schwarzen Haaren möglich.

Diskussion

Bei den Versuchen überrascht, daß die Temperatur einen so starken und rasch wirkenden Einfluß auf die Farbhelligkeit eines Kaninchenfelles ausüben kann. Aber ein solch einfacher Mechanismus: kürzere Deckhaare — dunkleres Fell ist schon nach einer Mauser realisierbar und könnte dem Wildtier die nötige und schon oft beschriebene, sehr kurzfristige Farbanpassung — natürlich auch in umgekehrter, aufhellender Weise — gestatten (Beebe 1907; Nachtsheim 1949; Johnston u. Selander 1964). Ob die ebenfalls kurzfristig aufgetretene Fellverdunklung bei erhöhter Feuchtigkeit ähnlich entsteht wie im vorliegenden Fall, sollte einmal untersucht werden.

Zusammenfassung

Setzt man Hauskaninchen, denen eine größere Fläche im Fell ausgezupft wurde, für mindestens 14 Tage 15—20° C kälter als normal, so erscheint die Stelle der neugebildeten, ausgewachsenen Haare dunkler als das umgebende Fell.

Die Änderung der Fellhelligkeit beruht nicht auf einer Änderung der Längen der distalen Haarabschnitte, sondern allein auf einer Verkürzung der Haare. Leit-, Deck- und Wollhaare haben unterschiedliche Längenverluste; sie sind am größten bei den Leithaaren, am geringsten bei den Wollhaaren. Dadurch wird die helle Wildbinde im wolligen Unterfell stärker verdeckt und kann weniger zur Fellhelligkeit beitragen.

Summary

The Darkening of Agouti-Rabbits' Coats under the Influence of Coldness

Having kept agouti rabbits — of which coats a greater part was pulled out — under climatic conditions some 15—20 degrees below the average relevant for the species, it was found that the coatparts with the new-grown and fully developed hairs were considerably darker than their surroundings.

An analysis of this phenomenon led to the following conclusions: It could be stated that the above mentioned change in the brightness of the coats is not owing to some alteration regarding the lenght of the distal hair segments, but exclusively to a shortening of the hairs.

The extent to which this diminishing of lenght goes, differs considerably for the primary and secondary guard hairs and for the fur fibres: it is, as we found, greatest with the primary guard hairs and smallest with the fur fibres.

For these reasons the bright yellow band in the underfur is more than usually covered and therefore less conditioned to contribute to the brightness of animals' coats.

Literatur

Gloger, C. L. (1833): Das Abändern der Vögel durch Einfluß des Klimas. Schulz & Co., Breslau.
Görnitz, K. (1923): Über die Wirkung klimatischer Faktoren auf die Pigmentierung der Vogelfedern. J. f. Ornith. **71**, 456—511.
Mayr, E. (1956): Geographical character gradients and climatic adaptation. Evolution **10**, 105—108.
Rensch, B. (1936): Studien über klimatische Parallelität der Merkmalsausbildung bei Vögeln und Säugern. Arch. f. Naturgesch. N. F. **5**, 317—363.
Amtmann, E. (1965): Zur geographischen Farbvariation des afrikanischen Riesenhörnchens *Protoxerus stangeri* (Waterhouse). Z. Morph. Ökol. Tiere **55**, 515—529.
Kniprath, E. (1967): Untersuchungen zur Variation der Rückenfärbung der beiden Meisen *(Parus montanus* und *Parus palustris).* J. f. Ornith. **108**, 1—46.
Beebe, W. (1907): Geographic Variations in Birds with Special Reference to the Effects of Humidity. Zoologica, N. Y. Soc. 1, 1—41.
Danneel, R. (1941): Phänogenetik der Kaninchenfärbung. Ergebnisse d. Biol. **18**, 55—87.
Schwanitz, J. (1938): Untersuchungen zur Morphologie und Physiologie des Haarwechsels beim Hauskaninchen. Z. Morph. Ökol. Tiere **33**, 496—526.
Bieber, H. (1969): Das Haarfarbmuster wildfarbiger Hauskaninchen und sein Einfluß auf die Fellfarbe. Z. wiss. Zool. **179**, 301—332.
Cleffmann, G. (1953): Untersuchungen über die Fellzeichnung des Wildkaninchens. Z. indukt. Abstammungs- und Vererbungslehre **85**, 137—162.
Lubnow, E.; Niethammer, G. (1964): Zur Methodik von Farbmessungen für taxonomische Untersuchungen. Verh. dtsch. Zool. Ges. München 1963, 646—663.
Nachtsheim, H. (1949): Vom Wildtier zum Haustier. Paul Parey, Berlin und Hamburg.
Johnston, R. F.; Selander, R. K. (1964): House Sparrows: Rapid Evolution of Races in North America. Science **144**, No. 3618, 548—550.

Anschrift der Verfasserin: Dr. Heidi Bieber, D-2000 Hamburg 70, Kuehnstraße 149

Freilandversuche mit Hunden zur Bestimmung der Riechschwelle für Buttersäure

Von Lothar Renwrantz

Aus dem Zoologischen Institut und Museum der Universität Hamburg

Eingang des Ms. 30. 5. 1972

Einleitung

Es war schon das Ziel zahlreicher Untersuchungen, Aufschluß über die Riechschärfe des Hundes zu erhalten. Dabei ging es zunächst vor allem um die Lösung des Fährtenproblem (Romanes 1887; F. Schmidt 1910; Most 1926–28; Hansmann 1929–31; Menzel u. Menzel 1928–32). Die Versuchsergebnisse konnten aber nur wenig zur sinnesphysiologischen Beurteilung der olfaktorischen Leistung beitragen.

Zur Ermittlung der Leistung eines Sinnesorgans wird in der Regel die Bestimmung der Reizschwelle vorgenommen. Während beim Menschen die Riechschwelle, ausgedrückt als Anzahl der Duftmoleküle pro cm^3 Luft, für zahlreiche Duftstoffe exakt

Z. Säugetierkunde 38 (1973) 38—63

ermittelt werden konnte (PASSY 1892; SKRAMLIK 1948; GOLDENBERG 1967) bzw. Werte publiziert wurden (g/m³ Luft), aus denen die Molekülanzahl leicht errechnet werden kann (HOFMANN-KOHLRAUSCH 1925; MORIMURA 1934), sind vergleichbare Angaben für den Hund bis jetzt nur von NEUHAUS (1953—58) gemacht worden. Zahlreiche weitere Riechschwellen wurden als die gerade noch wahrnehmbaren Gewichtsmengen des Stoffes pro Volumeneinheit Lösungsmittel (H_2O, Paraffinöl u. a.) bestimmt (HEITZENROEDER 1913; BUYTENDIJK 1921; MYZNIKOV 1958; ASHTON/EAYRS/MOULTON 1957, 1960).

Nun kann man bei derartigen Angaben von Duftstoffkonzentrationen im Lösungsmittel nur vage Schlußfolgerungen über die Leistungsfähigkeit der Hundenase ziehen, da hieraus die für genaue Schwellenangaben notwendige Errechnung der Duftmolekülanzahl pro Volumeneinheit Luft nicht ohne weiteres möglich ist. Ein weiterer Nachteil dieser Konzentrationsangabe ist, daß die für verschiedene Duftstoffe angegebenen minimalen Verdünnungskonzentrationen im absoluten Maß nicht vergleichbar sind, da in ihnen die unterschiedliche Flüchtigkeit der Riechstoffe (Dampfdrucke) nicht berücksichtigt wird. Ein Duftstoff mit einem niedrigen Dampfdruck muß notwendigerweise in einer stärkeren Konzentration gelöst sein als einer mit einem höheren Dampfdruck, um die gleiche Molekülanzahl in der Dampfphase zu erhalten. Außerdem spielt auch häufig noch das verwendete Lösungsmittel eine große Rolle. So wird z. B. über einer verdünnten wäßrigen Essigsäurelösung die Anzahl der Essigsäuremoleküle in der Dampfphase weitaus geringer als über einer gleichkonzentrierten Paraffinöllösung sein. Der Grund hierfür liegt darin, daß die Essigsäure im Wasser stark dissoziiert und sich lediglich zwischen den undissoziierten Molekülen und dem Dampf ein Gleichgewicht einstellt.

Wenn man unter Beachtung dieser Kriterien nur vergleichbare Schwellenangaben betrachtet, zeigen sich beträchtliche Schwankungen. Einige Forscher kommen auf Grund ihrer Versuchsergebnisse zu dem Schluß, daß die Riechleistung des Hundes grundsätzlich in der gleichen Größenordnung wie die des Menschen liegt (NICCOLINI 1954; ASHTON/EAYRS/MOULTON 1957, 1960); andere weisen lediglich auf ein relativ schlechtes Wahrnehmungsvermögen von pflanzlichen Gerüchen hin (SEFFRIN 1915; HEITZENROEDER 1913; BECKER/MARKEE/KING 1957).

Dagegen stützen die Angaben von NEUHAUS (1953, 1957) und MYZNIKOV (1958) viele Beobachtungen aus der Praxis, daß der Hund als Makrosmat mit einem außergewöhnlichen Riechvermögen ausgestattet sei. So ist z. B. nach NEUHAUS die Riechschärfe des Hundes für Buttersäure rund 10^6mal besser als die des Menschen; als Schwellenwert werden $9{,}0 \cdot 10^3$ Moleküle/cm³ Luft angegeben. Aus den Ergebnissen von ASHTON/EAYRS/MOULTON (1957), die ihre Schwellenwerte als Minimalkonzentration des Riechstoffes in wäßriger Lösung angeben, errechneten DAVIES und TAYLOR (1959) mit Hilfe einer von ihnen entwickelten Theorie für den Hund eine Riechschwelle für Buttersäure von $1{,}7 \cdot 10^{10}$. — Als gerade noch wahrnehmbare Essigsäuremenge in wäßriger Lösung ermittelten ASHTON/EAYRS/MOULTON (1957/1960) 1,8 g/l Wasser. MYZNIKOV (1958) gibt als Minimalverdünnung 10^{-13} — 10^{-24} g Essigsäure pro l Wasser an.

Diese extremen Unterschiede in der Beurteilung der Riechschärfe des Hundes sind unmöglich mit individuellen Leistungsunterschieden zu erklären. Sie deuten eher auf methodische Fehler in der Versuchsdurchführung hin. In dem Bemühen, technisch einwandfreie Verfahren zu entwickeln, wurde nur allzu oft eine der Grundbedingungen aller Tierversuche nicht berücksichtigt, daß „nur solche Anforderungen, die in die biologische Welt des betreffenden Tieres passen, es also in keiner Weise irritieren, zu brauchbaren Versuchsergebnissen führen können“ (KELLER 1936, S. 9).

Eine Methode zur Bestimmung der Riechschwelle von Hunden in Freilandversuchen

Aus diesen Überlegungen heraus stellte sich die Aufgabe, zur Klärung der unterschiedlichen Auffassungen über die Riechschärfe des Hundes beitragende Versuche durchzuführen, die in erster Linie die natürlichen Verhaltensweisen des Hundes berücksichtigen[1]. Da diese Forderung in der dem Hund fremden Laboratmosphäre nur beschränkt erfüllbar ist, bot sich die Durchführung von Freilandversuchen an, wobei es günstig erschien, die Fährten- und Stöberarbeit für eine Riechschwellenbestimmung nutzbar zu machen.

Nun kann die auf der Menschen- oder Tierfährte gezeigte Leistung des Hundes für genaue Angaben über die Riechschärfe nicht herangezogen werden, da über die beim Beschreiten des Bodens hinterlassene Duftmenge weder exakte qualitative noch quantitative Aussagen gemacht werden können. Gleiches gilt für die Stöberarbeit. Auch hier können keine genauen Angaben gemacht werden über den Duft, der ausgelegten Gegenständen anhaftet.

Eine Aussage wird jedoch möglich, wenn die einzelnen Fußabdrücke der natürlichen Fährte durch gefüllte Duftstoffbehälter bekannten Durchmessers ersetzt werden, die in gleichen Abständen aneinandergereiht eine künstliche Fährte ergeben. Dabei bietet es sich an, die Duftgefäße nicht mit reinem Riechstoff, sondern mit einer Duftstofflösung zu füllen. Durch Veränderung der im Lösungsmittel gelösten Duftstoffmengen kann so die von der Gefäßoberfläche abdiffundierende Riechstoffmenge den Bedürfnissen entsprechend verändert werden. Die in der Dampfphase befindlichen Riechstoffmoleküle bilden eine „Duftlinie“, über die quantitative Angaben möglich sind, wenn die pro Zeiteinheit von der Oberfläche der Duftquelle verdunstende Molekülanzahl bekannt ist. Diese läßt sich durch Differenzwägungen im Labor bestimmen.

Duftstoff und Lösungsmittel

Bei den Fährten- und Stöberversuchen zur Ermittlung der Riechleistung des Hundes wurde als Duftstoff Buttersäure verwendet. Die Wahl einer Fettsäure erfolgte unter Beachtung mehrerer Gesichtspunkte. So sollten die Versuchstiere ohne lange Dressurmaßnahmen möglichst spontan auf den ihnen gebotenen Geruch reagieren. Eine solche Reaktion ist aber nur zu erwarten, wenn der Geruchsstoff für den Hund von biologischer Bedeutung ist.

Der den Spuren von Mensch und Tier entströmende Geruch stammt zu einem beträchtlichen Teil von Hautausscheidungen, die bei jedem Schritt an den Boden abgegeben werden. Nun ist über das Vorhandensein von Fettsäuren sowohl im Schweiß (Biedermann 1930) als auch im Haarfett (Rothman/Smiljanic/Shapiro 1945) berichtet worden. Hieraus kann auf die Bedeutung dieser Stoffklasse für den fährtenden Hund geschlossen werden.

Ferner war bei der Wahl des Duftstoffes darauf zu achten, daß dieser einen ausreichend hohen Dampfdruck hat, um die verdampfende Duftstoffmenge gravimetrisch bestimmen zu können. Aus diesem Grunde bieten sich aus der Reihe der in Frage kommenden Fettsäuren vor allem die kurzkettigen Glieder (C_1—C_4) dieser homologen Reihe an, da mit zunehmender Anzahl der C-Atome der Dampfdruck der Fettsäuren niedriger wird. Sehr viele der früheren Versuche wurden mit Buttersäure ausgeführt, so daß sich, um vergleichbare Werte zu erhalten, dieser Duftstoff auch für die Freilandversuche anbot.

[1] Herrn Prof. Neuhaus danke ich für die Anregung zu dieser Arbeit.

Um die von der konstanten Oberfläche der eingesetzten Duftstoffbehälter verdampfende Anzahl der Riechstoffmoleküle gezielt variieren zu können, wurden unterschiedlich große Mengen von Buttersäure in spektroskopisch reinem Paraffinöl (Uvasol, Sp. 70°) gelöst. Obwohl Buttersäure auch wasserlöslich ist, schien für die gewählte Versuchsmethode die Verwendung von Paraffinöl vorteilhafter, da sein Dampfdruck weitaus niedriger als der des Wassers ist. Eine geringe Flüchtigkeit des Lösungsmittels war aber wünschenswert, um das Austrocknen der kleinlumigen Duftstoffgefäße und die damit verbundenen Veränderungen der Konzentrationsverhältnisse während der Versuche zu vermeiden.

Gravimetrische Bestimmung der verdampfenden Duftstoffmenge

Die Buttersäuremenge, die aus einer definierten Lösung pro Zeiteinheit von der Oberfläche eines Gefäßes verdampft, wurde im Labor gravimetrisch bestimmt. Als Duftstoffbehälter dienten 1,0—3,0 cm hohe Glasstandzylinder.

Zur Herstellung verschieden konzentrierter Buttersäure/Paraffinöl-Lösungen wurde zunächst auf einer Mettler-Analysenwaage eine bestimmte Menge Paraffinöl in einen Meßkolben (Fassungsvermögen 100 ml) mit einer Genauigkeit von ± 0,1 mg eingewogen. Mit einer Mikropipette Marburg (Eppendorf Gerätebau) wurden 5 ml Buttersäure hinzugefügt. Durch eine erneute Wägung und Differenzbildung wurde noch eine zusätzliche gravimetrische Überprüfung der eingespritzten Buttersäuremenge vorgenommen. Ausgehend von dieser Standardlösung wurde eine Verdünnungsreihe hergestellt.

Die Verdunstungsgefäße wurden mit Hilfe einer Glasspritze gefüllt, gewogen und schließlich 60 Minuten bei Raumtemperatur (20° ± 2,5° C) stehengelassen. Nach diesem Zeitraum wurde erneut gewogen, wobei sich in Abhängigkeit von der gelösten Buttersäuremenge unterschiedlich hohe Differenzen zeigten. Da mit reinem Paraffinöl gefüllte Kontrollgefäße nach der gleichen Zeit auf der verwendeten Analysenwaage Gewichtskonstanz zeigten, mußte die Gewichtsabnahme der mit Buttersäurelösungen gefüllten Gefäße aus der Verdampfung der gelösten Buttersäure resultieren.

Für Lösungen, bei denen der Buttersäureanteil weniger als 300 mg pro Liter Paraffinöl betrug, wurden die Wägungen mit einer Elektrowaage durchgeführt (Cahn G-2), die eine Empfindlichkeit von 50 Nanogramm und eine Genauigkeit von 0,01 % des jeweils gewählten Wägebereichs aufweist.

Tabelle 1

Ergebnisse der Verdunstungsversuche vom 14. 7. 1970

(Buttersäuregehalt der verwendeten Lösung: 116,1 mg in 1 l Paraffinöl)

Gefäßoberfläche	Verdampfungszeit	Gewichtsverlust	Verdampfte BS-Moleküle pro mm² und sec
158,4 mm²	60 Min.	0,0200 mg	$2,4 \cdot 10^{11}$
158,4 „	60 „	0,0184 „	$2,2 \cdot 10^{11}$
167,4 „	60 „	0,0176 „	$2,0 \cdot 10^{11}$
158,4 „	60 „	0,0136 „	$1,6 \cdot 10^{11}$
158,4 „	40 „	0,0079 „	$1,4 \cdot 10^{11}$
154,0 „	60 „	0,0116 „	$1,4 \cdot 10^{11}$
154,0 „	60 „	0,0132 „	$1,6 \cdot 10^{11}$
158,4 „	60 „	0,0102 „	$1,2 \cdot 10^{11}$

Auch mit der Elektrowaage wurden Kontrollwägungen mit reinem Paraffinöl durchgeführt. Da das sehr empfindliche Meßgerät auch kleinste Veränderungen am Wägeglas anzeigte (Staubkorn, Feuchtigkeit), ergaben sich minimale unregelmäßige Schwankungen, die die Bestimmung einer eventuellen Paraffinölverdunstung nicht zuließen.

Aus der verdampften Buttersäuremenge (Tab. 1, Spalte 3) läßt sich unter Anwendung nachstehender Formel jeweils die entsprechende Anzahl der Buttersäuremoleküle berechnen, die pro Sekunde von einem Quadratmillimeter abdiffundieren:

$$\frac{m \cdot L}{M \cdot O \cdot t} = \text{Moleküle/mm}^2 \text{ u. sec}$$

L = Loschmidtsche Zahl
M = Molekulargewicht der Buttersäure
O = Oberfläche des Verdunstungsgefäßes in mm^2
m = Verdunstete Menge in g
t = Verdunstungszeit in sec

Mit jeweils einer Lösung wurden an mehreren Tagen wiederholt Verdunstungsversuche durchgeführt. Aus den nach obiger Formel errechneten Einzelwerten der betreffenden Lösung wurde das arithmetische Mittel gebildet. Die erzielten Ergebnisse sind in Tab. 2 zusammengefaßt. In den Angaben der mittleren Spalte ist der Standardfehler des arithmetischen Mittels berücksichtigt.

Tabelle 2

Verdampfende Anzahl der Buttersäuremoleküle in Abhängigkeit von der pro Liter Paraffinöl gelösten Buttersäuremenge

Nr.	Buttersäuremenge (mg) pro 1 Liter Paraff. liqu.	Verdampfte Moleküle pro mm^2 und sec	Jeweils verwendeter Waagentyp
1	4337,0	3,5 ± 0,1 · 10^{12}	Elektrowaage
2	2582,0	1,5 + 0,1 · 10^{12}	Analysenwaage
3	2529,0	2,0 ± 0,1 · 10^{12}	„
4	2037,0	1,4 + 0,1 · 10^{12}	„
5	1596,0	1,1 ± 0,2 · 10^{12}	„
6	1307,0	6,0 + 0,1 · 10^{11}	„
7	1226,4	6,1 ± 0,1 · 10^{11}	„
8	612,0	4,6 + 0,1 · 10^{11}	„
9	271,0	2,4 ± 0,1 · 10^{11}	„
10	116,1	1,7 + 0,1 · 10^{11}	Elektrowaage
11	88,0	9,4 + 0,2 · 10^{10}	„
12	51,5	6,8 ± 0,2 · 10^{10}	„
13	24,1	4,6 + 0,4 · 10^{10}	„
14	14,0	3,4 ± 0,4 · 10^{10}	„

Die Gesamtmeßgenauigkeit ist abhängig von der Einwaage (± 0,1 mg) des Paraffinöls und der Buttersäure, von der Durchmesserbestimmung der Verdunstungsgefäße (Schublehre: ± 0,1 mm, Lochlehre: ± 0,01 mm), von der Zeitmessung (± 2 Minuten) sowie von der Ermittlung der verdampften Buttersäuremenge (Analysenwaage: ± 0,1 mg; Elektrowaage: ± 0,0001 mg). Unter Annahme einer zufälligen Summierung aller möglichen Fehler ergibt sich z. B. für die Verdampfungsrate der Lösung Nr. 9 (s. Tab. 2) eine Abweichung vom angegebenen Wert 2,4 · 10^{11} um 0,4 · 10^{11}

oder rund 17 %. Eine Summation aller möglichen Fehler ist aber kaum häufig zu erwarten, so daß der Meßfehler in der Regel weitaus niedriger wird. Da die erreichbare Genauigkeit bei der Schwellenbestimmung unter Freilandbedingungen auf jeden Fall geringer ist, dürfte die Meßgenauigkeit für das angewendete Verfahren voll ausreichen.

Erstellung einer Verdampfungskurve

Um eine allgemeine Aussage über die Abhängigkeit der Verdampfungsraten von der gelösten Buttersäurekonzentration machen zu können, wurde eine Regressionsanalyse durchgeführt, durch die anhand einer graphischen Darstellung eine allgemeine Beziehung aufzuzeigen ist. Da beide Variablen mehrere Zehnerpotenzen umfassen, ist es sinnvoll, für die graphische Darstellung einen doppelt logarithmischen Maßstab (Potenzpapier) zu verwenden.

Die Streuung und Form der Punktwolke weist eindeutig auf eine lineare Beziehung der logarithmierten Variablen hin. Damit gilt folgende Beziehung:

$$y = a \cdot x^b$$

denn durch Logarithmierung beider Seiten dieser Exponentialfunktion erhält man

$$\lg y = \lg a + b \cdot \lg x$$

Die Konstanten a und b sind für die gesuchte Funktion aus den folgenden Normalgleichungen zu berechnen (SACHS 1969):

$$\Sigma \lg y = n \cdot \lg a + b \cdot \Sigma \lg x$$
$$\Sigma (\lg x \cdot \lg y) = (\Sigma \lg x) \cdot \lg a + b \cdot \Sigma (\lg x)^2$$

Unter Berücksichtigung der in Tabelle 2 gegebenen Werte erhält man

$$a = 3{,}6 \cdot 10^9 \text{ und } b = 0{,}77$$

Die Gleichung für die Regressionsgerade lautet also:

$$y = 3{,}6 \cdot 10^9 \cdot x^{0,77}$$

Die erhaltene Regressionsgerade gilt nur für den Meßbereich. Jedoch werden durch eine Verlängerung der Geraden über den kleinsten y-Wert hinaus auch Angaben über die Verdampfung von Lösungen mit einem geringen Buttersäuregehalt möglich.

Die Streuung der Meßpunkte wird normalerweise durch 2 Parallelen zur Regressionsgeraden im Abstand der doppelten Standardabweichung erfaßt. Während der Wägungen, die mit den verschiedenen Lösungen zur Bestimmung der Verdampfungsraten durchgeführt wurden, traten jeweils extrem hohe bzw. niedrige Werte auf. Diese Extreme glichen sich bei der Mittelwertbildung aus. Bei den Freilandversuchen herrschen aber sicher die gleichen schwankenden Außenbedingungen, die während der Laborversuche relativ hohe bzw. geringe Verdampfungswerte für die jeweilige Lösung verursachen. Um falsche Angaben über die Anzahl der Buttersäuremoleküle, die den Versuchstieren geboten werden, zu vermeiden, müssen daher die beiden Parallelen zur Regressionslinie ein Band einschließen, das mögliche extreme Verdampfungsraten berücksichtigt. Aus diesem Grunde wurde als Größe, die den Abstand zwischen Regressionslinie und den beiden Parallelen bestimmt, die mittlere Extremabweichung

gewählt. Dabei wurde durch nachstehende Rechnung festgestellt, um welchen mittleren Faktor die Extremwerte von den Mittelwerten abweichen:

$$\frac{\sum \frac{\bar{y}}{y'} + \sum \frac{y''}{\bar{y}}}{n} = \bar{f}$$

$\bar{y}$ = Mittelwert (s. Tab. 2)
y' = kleinste Verdampfungsrate der betreffenden Konzentration
y'' = größte Verdampfungsrate der betreffenden Konzentration
n = Anzahl der Extremwerte (y', y'')
$\bar{f}$ = Faktor, um den die Extremwerte im Durchschnitt von den Mittelwerten abweichen.

Durch Auswertung der Protokollangaben ergab sich eine Abweichung von

$$\bar{f} = 2{,}4$$

Bei identischen x-Werten sind also die y-Werte der Parallelen um den Faktor 2,4 größer bzw. kleiner als die y-Werte der Regressionsgeraden.

Versuchsbedingungen, Material und allgemeine Methodik

Die Freilandversuche zur Bestimmung der Riechschärfe bei Hunden wurden 1969 und 1970, jeweils von Mai bis September, durchgeführt. Da die Verdampfungskurve nur für einen bestimmten Temperaturbereich gilt, konnten zur Auswertung allein Ergebnisse verwendet werden, die bei einer Außentemperatur von 18° bis 22° C erzielt wurden. Ferner mußte während der Versuche Windstille herrschen, da nur bei unbewegter Luft die Diffusionsgesetze

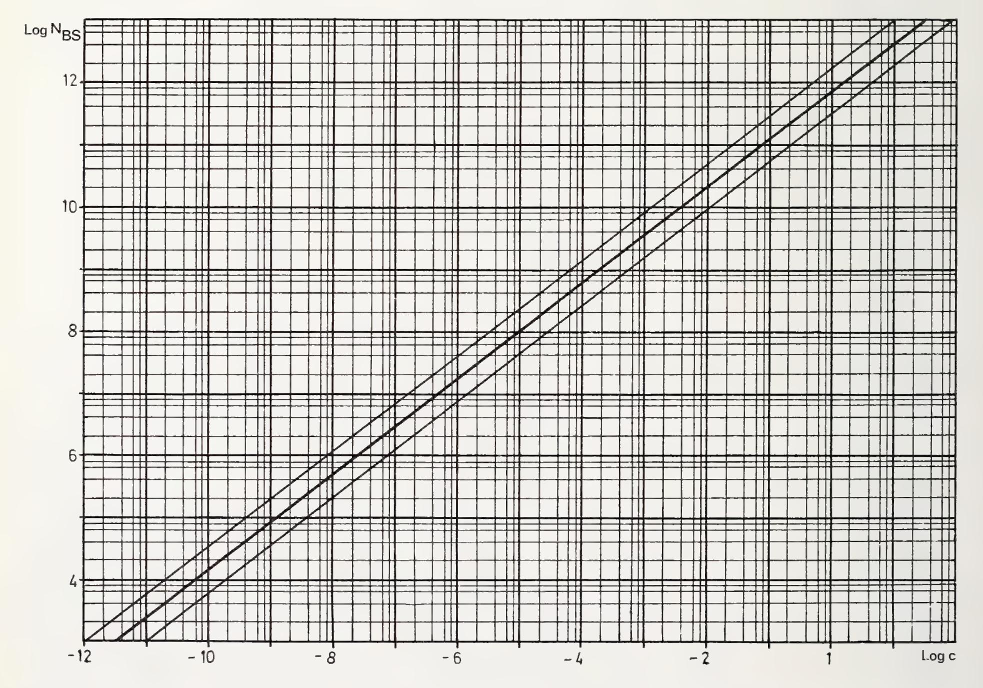


Abb. 1. Abhängigkeit der Buttersäureverdampfung von der Buttersäurekonzentration im Lösungsmittel. N_{BS} = Anzahl der Buttersäuremoleküle, die in 1 sec von 1 mm² Gefäßoberfläche verdampfen; c = Buttersäurekonzentration (g) pro l Paraffinöl

zur Bestimmung der Buttersäurekonzentration in einer bestimmten Entfernung von der Duftquelle herangezogen werden können. Für die Fährtenarbeit standen das Gelände der Hamburger Polizeihundschule am Licentiatenweg, deren Übungsgebiet im „Kringel" bei Geesthacht sowie zwei Wiesen im Stadtpark von Hamburg zur Verfügung. Die Stöberversuche wurden auf dem erstgenannten Gelände und auf der Rasenfläche eines Gartengeländes, das zum Zoologischen Institut der Universität Hamburg gehört, durchgeführt.

Um für die Versuche eine größere Anzahl von Hunden zur Verfügung zu haben, bot sich die Zusammenarbeit mit einer Diensthundschule der Hamburger Polizei an. Mit einer Ausnahme handelte es sich bei allen Versuchstieren um ausgebildete Fährtenhunde, zu deren Aufgabenbereich auch das Stöbern nach Gegenständen gehört.

Als Duftstoffbehälter wurden für die Fährten- und Stöberversuche etwa 1,5 cm lange Glasröhrchen benutzt, deren Durchmesser außen ca. 4,0 mm und innen 2,2 bis 2,8 mm betrug. Diese Behälter wurden durch Zerschneiden von 2 m langen Rohren aus AR-Glas hergestellt, indem das eine Ende der Rohrstücke über einer Teclubrenner-Flamme zugeschmolzen wurde.

Das Füllen der sorgfältig gereinigten Duftstoffbehälter erfolgte im Labor unmittelbar vor Versuchsbeginn. Zu diesem Zweck wurden 1 cm dicke Plexiglasplatten in durchschnittlich 15 × 5 cm große Stücke zerschnitten, in die in regelmäßigen Abständen Vertiefungen gebohrt wurden. Hier hinein wurden die Röhrchen mittels einer Pinzette gesteckt. Mit Hilfe von Einmalspritzen gelang es nach einiger Übung, in relativ kurzer Zeit die benötigte An-

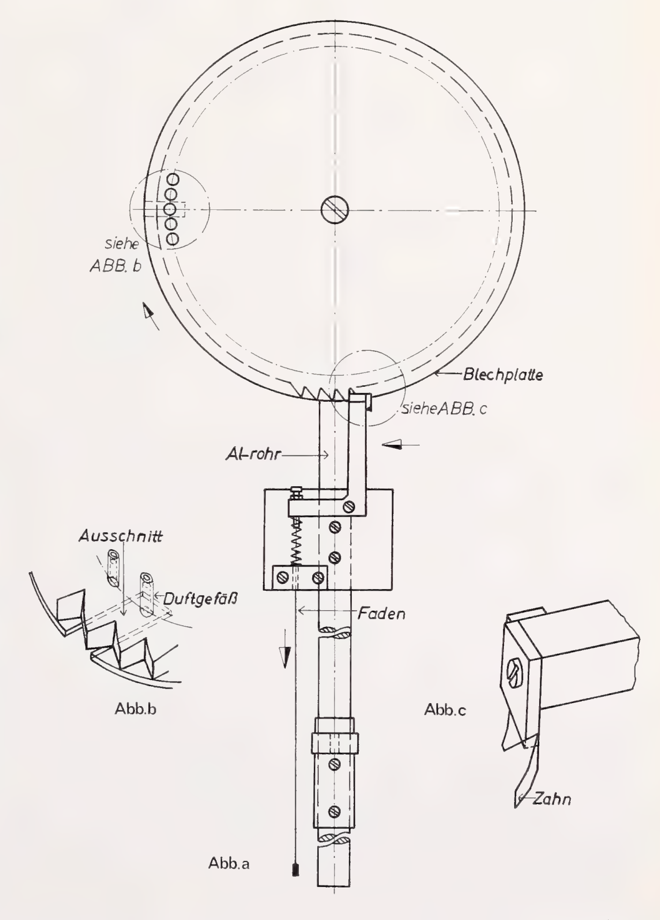


Abb. 2. Skizze einer Apparatur zum Auslegen von Duftgefäßen. 2a = Übersicht; 2b = Auswurf der Duftgefäße; 2c = Teil des Fördermechanismus. Am Ende eines Aluminiumrohres ist eine runde Blechplatte (r = 17 cm) befestigt (Abb. 2a). Diese weist an der Peripherie einen ca. 2 cm langen und 0,7 cm breiten Einschnitt auf. Ewa 3 mm über der Blechplatte liegt eine gleichgroße, 1 cm starke Plexiglasscheibe (Abb. 2a, 2b), die um ihre Mittelachse drehbar und deren Rand gezahnt ist. In geringem Abstand von der Basis jedes Zahnes ist die Plexiglasscheibe mit jeweils einem Loch versehen, dessen Durchmesser 0,5 cm beträgt. In diese Löcher werden die Duftröhrchen gesteckt, die dann mit dem Boden auf der unteren Blechplatte aufliegen (Abb. 2b). Über einen Nylonfaden (Abb. 2a) kann vom freien Ende des Aluminiumrohres ein rechtwinkliger Fördermechanismus (Abb. 2a, 2c) so bewegt werden, daß die Plexiglasscheibe bei jedem Zug am Nylonfaden um einen Zahn weitertransportiert wird. Dabei ist diese Strecke so bemessen, daß jeweils eines der Löcher, die sich in der Plexiglasscheibe befinden, über den Ausschnitt (Abb. 2b) in der darunterliegenden Blechplatte geschoben wird. Das Röhrchen, welches in dem betreffenden Loch steckt, verliert die Auflagefläche und fällt zu Boden.

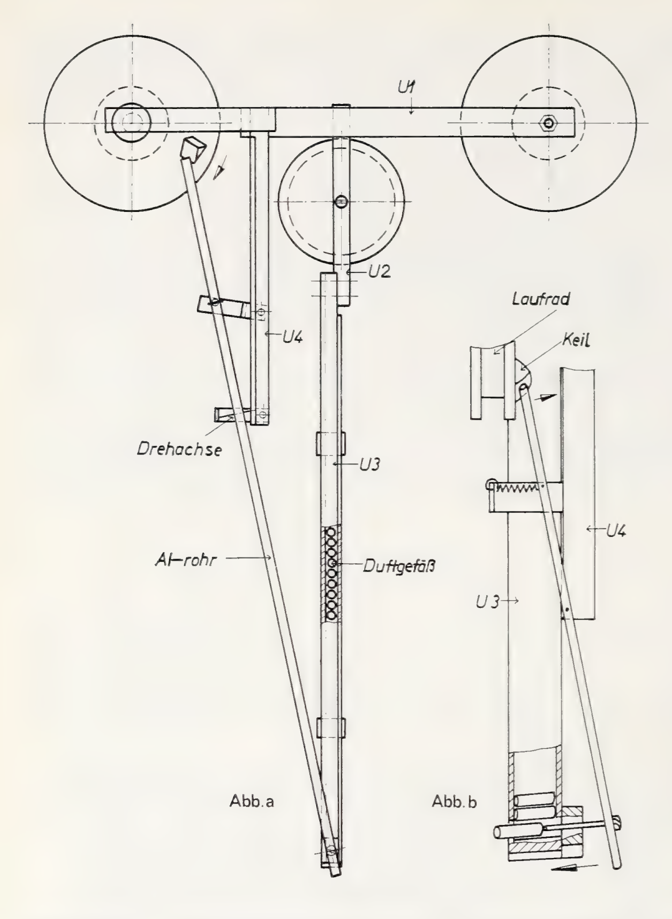


Abb. 3. Skizze einer Apparatur zum Auslegen von Duftgefäßen. 3 a = Übersicht; 3 b = Magazin und Auswurfmechanismus. Der Wagen besteht aus einer 30 cm langen U-Schiene aus Aluminium (U 1), in deren Ende zwei Laufräder aus Plexiglas eingelassen sind (Abb. 3). Von der Mitte dieser Aluminiumschiene führt eine zweite U-Schiene (U 2), bei der das Mittelstück teilweise entfernt ist, im rechten Winkel abwärts. In dem entstandenen Ausschnitt ist ein drittes Rad befestigt. Die senkrechte Schiene wird an ihrem unteren Ende durch das auswechselbare Magazin (U 3) verlängert (Abb. 3 a, 3 b), welches aus einer weiteren U-Schiene besteht, deren offene Seite durch eine flache Aluminiumleiste zu verschließen ist. Am unteren Ende hat das Magazin durch rechtwinkliges Abbiegen des verlängerten Mittelstückes der U-Schiene einen Boden erhalten. Da der Schenkelabstand des Magazins der Röhrchenlänge und die Schenkelhöhe dem Röhrchendurchmesser entspricht, ist ein Festklemmen der Duftgefäße, die waagerecht übereinander im hängenden Magazin liegen, unmöglich (Abb. 3 b).

Die Gefäße werden durch eine Vorrichtung, die im folgenden beschrieben wird, aus dem Magazin ausgestoßen. Zwischen dem vorderen und dem mittleren Rad ist eine U-Schiene (U 4) befestigt, die senkrecht abwärts führt. An ihrem unteren Ende befindet sich ein Messingstift, der fast waagerecht unter das vordere Laufrad ragt. Dieser Stift dient als Drehachse für ein Aluminiumrohr, das vom vorderen Laufrad schräg abwärts zum Boden des Magazins verläuft (Abb. 3 a). Vom unteren Ende des Rohres ragt ein Stift rechtwinklig in ein Loch, das sich knapp über dem Boden in einer Schmalseite des Magazins befindet. Auf der gegenüberliegenden Seite befindet sich eine Öffnung, deren Durchmesser etwa dem äußeren Durchmesser der Röhrchen entspricht (Abb. 3 b). Das obere Ende des Rohres wird durch eine Feder gegen das vordere Laufrad gezogen. Letzteres weist auf seiner Seitenfläche einen Keil auf, der sich bei jeder Umdrehung unter das Aluminiumrohr schiebt und dieses vom Rad wegdrückt. Dabei dreht sich das Rohr um seine Achse, so daß sich das untere Ende um den Betrag der Keildicke dem Magazin nähert und der Stift in das Magazin hineingeschoben wird. Er trifft hierbei auf den Boden des untersten Röhrchens und stößt dieses durch die Öffnung auf der gegenüberliegenden Seite aus dem Magazin hinaus (Abb. 3 b). Nachdem der Keil unter dem Rohr durchgelaufen ist, stellen sich die Ausgangsverhältnisse wieder ein und der Stift wird aus dem Magazin zurückgezogen. Nun schiebt sich die Säule der waagerecht übereinanderliegenden Röhrchen abwärts, so daß sich der Auswurf des nächsten Duftgefäßes in der geschilderten Weise wiederholen kann.

zahl von Duftstoffbehältern mit den gewünschten Lösungen zu füllen. Für den Transport zum Versuchsgelände wurden die gefüllten Plexiglasplatten in Kunststoffbehältern, die luftdicht zu verschließen waren, untergebracht.

Beim Auslegen der Röhrchen mußte darauf geachtet werden, daß die unmittelbare Um-

gebung der Kunstfährte frei von menschlichen Fußabdrücken blieb. Diese Bedingung führte zur Konstruktion von zwei Apparaten, mit denen das Legen der Kunstfährten durchgeführt wurde (s. Abb. 2, 3).

Abb. 2 zeigt eine Vorrichtung, die hauptsächlich auf baumfreien Flächen Verwendung fand. Es handelt sich hierbei um ein 4 m langes Aluminiumrohr, an dessen einem Ende ein Magazin für die Duftgefäße angebracht ist (s. Abb. 2 a). Die Duftgefäße werden mittels einer Vorrichtung ausgeworfen, die über einen Nylonfaden vom freien Ende der Aluminiumstange betätigt wird. Etwa einen Meter von der Röhrchenpalette entfernt ist ein Seil am Aluminiumrohr befestigt, das sich der Versuchsleiter beim Tragen der recht schweren Vorrichtung um die Schultern legt. Gleichzeitig wird das freie Ende der Aluminiumstange gegen ein Brett gedrückt, das der Versuchsleiter in Hüfthöhe trägt. Auf diese Weise werden die Hände nur noch zum Ausbalancieren des Gerätes bzw. zum Bedienen des Nylonfadens, mit dem der Fördermechanismus ausgelöst wird, gebraucht.

Der zweite Hilfsapparat zum Auslegen der Duftstoffbehälter (s. Abb. 3) kann auf Flächen mit vereinzeltem Baumbestand, wie es bei dem Gelände der Polizeihundschule der Fall war, verwendet werden. Das Gerät wird an einem Bindfaden über ein Seil gezogen, das zwischen zwei Bäumen ausgespannt ist. Es setzt sich aus einem Wagen (s. Abb. 3 a), einem Röhrchenmagazin (= U 3; s. Abb. 3 b) und einer Vorrichtung, die die Röhrchen aus dem Magazin hinausstößt, zusammen. Der Auswurfmechanismus (s. Abb. 3 b) ist so konstruiert, daß etwa alle 25 cm ein Duftgefäß ausgestoßen wird.

Das Auslegen der Duftgefäße

Bei früheren Versuchen, die über die Bedeutung des Individualgeruches für den fährtenden Hund Aufschluß geben sollten, hatten MOST und PFUNGST (MOST 1926) festgestellt, daß eine bestimmte Fährtenlänge notwendig ist, wenn das Verhalten des Hundes eindeutige Auskunft über die Wahrnehmung der Duftspur liefern soll.

Für die Fährtenversuche, die vom Verfasser zur Bestimmung der hundlichen Riechschärfe durchgeführt wurden, konnte die Fährtenlänge wegen der räumlichen Begrenzung der zur Verfügung stehenden Grundstücke maximal 150 Meter betragen. Vor dem Auslegen der Röhrchen wurde zunächst eine genaue Skizze des Gebietes angefertigt, durch das die Fährte verlaufen sollte. Hierbei wurde natürlichen Geländemarken besondere Aufmerksamkeit geschenkt, und zwar aus zweierlei Gründen. Einmal gaben z. B. Maulwurfshügel, Wiesenblumen und andere natürliche Anhaltspunkte die Möglichkeit, den Verlauf der Fährte genau zu protokollieren. Zum anderen mußte aber bei der Planung des Fährtenverlaufs berücksichtigt werden, daß fährtende Hunde sehr leicht „ihrer auf psychischen Verharrungsneigungen beruhenden Vorliebe zum ‚Folgen einer Leitlinie geradeaus' (Leitlinienzwang in der einmal eingeschlagenen Richtung) unterlagen ... Dabei braucht diese Leitlinie nicht einmal immer geruchlicher Art zu sein, sie kann auch in einer optischen Bedingung bestehen wie z. B. einem Feldrain oder einer Furche" (MOST/BRÜCKNER 1936, S. 17). Aus diesem Grunde wurde darauf geachtet, daß die Fährten keinen natürlichen Geländelinien folgten bzw. diesen parallel verliefen. Als weitere Sicherung wurde in die Fährten ein Winkel eingearbeitet.

Das Auslegen der Röhrchen erfolgte meistens mit der in Abb. 2 dargestellten Apparatur, da die Beschaffenheit des Versuchsgeländes nur selten den Einsatz der zweiten, auf einem Seil laufenden Auslegevorrichtung zuließ. Die Duftstoffbehälter wurden in einem durchschnittlichen Abstand von 20 cm ausgelegt, so daß für eine Fährte ca. 400—600 Röhrchen benötigt wurden. Diese wurden nach Beendigung der Versuche wieder eingesammelt.

Bei der Benutzung der in Abb. 3 dargestellten Apparatur wurde zunächst ein etwa 40 m langes Seil zwischen zwei Bäumen ausgespannt. Um die Versuchsstrecke frei von menschlichen Fußabdrücken zu halten, wurde dabei folgendermaßen verfahren: Nach der Befestigung des einen Seilendes ging der Versuchsleiter, mit dem anderen Seilende in der Hand, in einem großen Bogen, dessen Radius der Seillänge entsprach, zu dem zweiten Baum. Da das Seil während dieses Vorganges gespannt war und über dem Boden schwebte, hinterblieben auch keine störenden Schleifspuren. Auf das Seil wurde die Auslegevorrichtung gehängt und mittels eines Bindfadens zum entgegengesetzten Ende gezogen. Der Röhrchenvorrat in dem Magazin des Apparates reichte für etwa 30 Meter. Nach dieser Strecke wurde das Seil entfernt und zwischen zwei weiteren Bäumen so gespannt, daß es auf der Höhe des letzten Röhrchens das bereits gelegte Fährtenstück überquerte. An dieser Stelle wurde der Auslegeapparat erneut auf das Seil gehängt und das Legen der Kunstfährte fortgesetzt. Auf diese Weise konnte bei günstigen Geländeverhältnissen eine beliebig lange Kunstfährte erstellt werden, die zudem einen gewinkelten Verlauf aufwies. Am Ende einer jeden Fährte wurde ein Gegenstand abgelegt, der mit verdünnter Buttersäure markiert war. Ihrer Abrichtung entsprechend zeigten die Polizeihunde den Gegenstand durch Hinlegen an.

Das Fährtenlegen wurde allein vom Versuchsleiter vorgenommen; Versuchstiere, Hundeführer und eventuelle Beobachter waren nicht zugegen und erschienen erst zu Beginn der Fährtenarbeit.

Vor- und Übungsversuche

Vor Beginn der Fährten- und Stöberarbeit, die zur Ermittlung der Riechschärfe des Hundes durchgeführt werden sollte, erschien es sinnvoll, mit einigen der zur Verfügung stehenden Polizeihunden zunächst Vorversuche durchzuführen. Diese sollten einmal zeigen, wie sich die Versuchstiere gegenüber dem Buttersäuregeruch verhalten, und zum anderen konnten sich eventuell Anhaltspunkte ergeben, die eine Veränderung der Versuchstechnik erforderlich machten.

Die Probeversuche wurden zunächst mit zwei Hunden durchgeführt, und zwar mit einer ausgebildeten Fährtenhündin, der fünfjährigen Gitte, und dem einjährigen Rüden Igor, der noch an keinem Ausbildungslehrgang teilgenommen hatte. Für beide Versuchstiere wurden über einen längeren Zeitraum täglich jeweils zwei bis drei Kunstfährten auf dem Gelände der Polizeihundschule gelegt.

Für die ersten Versuche wurden die Duftgefäße mit Lösungen gefüllt, die einen so hohen Buttersäuregehalt aufwiesen, daß die Geruchsintensität über der spezifischen Reizschwelle der menschlichen Nase lag. Außerdem wurden einige Tropfen der betreffenden Lösung am Fährtenansatz verspritzt, um dem Hund eine bessere Möglichkeit der Witterungsnahme zu bieten. Diese Maßnahme bewährte sich und wurde bei allen folgenden Fährtenversuchen beibehalten. Da beide Hunde während der Probeversuche im wesentlichen das gleiche Verhalten zeigten, wird in dem folgenden kurzen Situationsbericht nur auf den Rüden Igor eingegangen.

Am ersten Versuchstag zeigte Igor zunächst am Fährtenansatz großes Interesse, nachdem er mit dem Kommando „Such!" von seinem Führer zum Witterungsnehmen aufgefordert worden war. Dann wurde er allerdings unruhig, schnaubte unwillig und begann erst nach einigen weiteren Aufforderungen mit dem Ausarbeiten der Fährte, wobei er sehr langsam und zögernd mit hoher Nase vorging und im ganzen einen lustlosen Eindruck machte. Einige Male wechselte er auf die Spur des Versuchsleiters über, die im Abstand der Auslegevorrichtung parallel zur Kunstfährte verlief. Der Führer, der den genauen Verlauf der Kunstfährte nicht kannte, wurde darauf aufmerksam gemacht und zog den Hund ab. Auch an den folgenden Tagen zeigte sich das gleiche Bild.

In der nächsten Phase wurde mit mehreren Tage alten Kunstfährten gearbeitet, auf denen außerdem mehrere Gegenstände abgelegt waren. Igor zeigte nun ein völlig verändertes Verhalten. Interessiert nahm er die Fährte auf und spürte längere Passagen mit tiefer Nase direkt auf der gelegten Duftlinie. Allerdings arbeitete er auch jetzt nicht so zügig wie auf einer Menschenspur und kam häufig von der Fährte ab. Nach einem dementsprechenden Hinweis wurden ihm nun von seinem Führer einige Duftbehälter der Kunstfährte gezeigt, an denen er die Fährte wieder aufnahm und weiterverfolgte. Auffallend war, daß Igor nach jedem gefundenen Gegenstand ein besonders reges Interesse zeigte.

Bei weiteren Versuchen mit neugelegten Fährten zeigte Igor allerdings wiederum ein ablehnendes Verhalten. Unwilliges Schnauben bei der Witterungsaufnahme wies darauf hin, daß dem Rüden der Buttersäuregeruch in der gebotenen Konzentration unangenehm war.

Nach v. Skramlik (1948) kann man „die Körper, die einen Geruch besitzen . . . in zwei Gruppen sondern: Die reinen und die gewöhnlichen Riechstoffe" (S. 702). Während die erstgenannten allein die Riechzellen erregen, reizen letztere u. a. zusätzlich den *N. trigeminus*. Nach Allen (1937) wirkt Buttersäure auch bei Hunden sowohl über den *N. trigeminus* als auch über den *N. olfactorius* und ist damit nach

der eben genannten Einteilung zu den gewöhnlichen Riechstoffen zu zählen. Da ähnlich wie beim Menschen wohl auch beim Hund die Erregungschwelle für die Endigungen des *N. trigeminus* wesentlich über der Schwelle der Riechzellen liegt, verlieren Lösungen mit geringen Buttersäurekonzentrationen ihren stechenden Duftcharakter.

Bei der folgenden Fährtenarbeit mit schwach konzentrierten Buttersäurelösungen erwies es sich als nachteilig, wenn unmittelbar nach dem Auslegen der Duftgefäße mit den Versuchen begonnen wurde. In einem solchen Fall war keine der typischen Verhaltensweisen zu beobachten, aus denen eindeutig auf eine olfaktorische Perzeption der gelegten Duftspur zu schließen war. Zahlreiche Probeversuche ergaben dann, daß zwischen dem Legen der Duftgefäße und dem Beginn der Fährtenarbeit eine Minimalzeitspanne von etwa zwei Stunden liegen mußte. Erst nach dieser Zeit hat sich aus dem Buttersäuredampf, der über jedem Duftgefäß einen halbkugelförmigen Raum einnimmt, eine relativ kontinuierliche Duftlinie entwickelt, die von den Versuchstieren angenommen wird.

Die Erfahrungen der ersten Probeversuche zeigten aber auch, daß bei den Versuchstieren ein spontanes Interesse für Buttersäurefährten nicht zu beobachten war. Diese Feststellung stimmt mit der Aussage von anderen Autoren überein, daß einem speziell auf Menschenfährten eingestellten Hund die Umstellung auf ihm fremde „Duftfelder" sehr schwer fällt bzw. ohne längere Dressur gar nicht gelingt (Most 1928; Schmid 1935; Neuhaus 1957).

Für kontinuierliche Übungsversuche standen, außer Igor und Gitte, weitere Polizeihunde aus dienstlichen Gründen nicht zur Verfügung. Aus diesem Grunde mußten durch zusätzliche Probeversuche solche Hunde ausgewählt werden, denen auf Grund ihrer Veranlagung und ihres Dressurstandes eine vergleichsweise schnelle Einstellung auf den Buttersäuregeruch gelang. In der folgenden Zeit wurden für vierzehn Schäferhunde und einen Boxer Kunstfährten gelegt; außerdem wurden mit einem Teil dieser Tiere Stöberversuche durchgeführt.

Neben der Arbeit mit den Polizeihunden konnten noch mit zwei weiteren Hunden Probeversuche durchgeführt werden. Während die Große Münsterländer-Hündin Hussa vom Westmünsterland nicht auf die gelegten Kunstfährten ansprach, gelang es, den zum Zoologischen Institut der Universität Hamburg gehörenden Schäferhundbastard Dingo (♀, ca. 1½ Jahre alt) auf den Buttersäuregeruch einzustellen. Da die Hündin weder zur Fährten- noch zur Stöberarbeit abgerichtet war, mußten zunächst entsprechende Dressurversuche durchgeführt werden, die schließlich mit dem Erlernen des Stöberns zum gewünschten Erfolg führten. Im folgenden sei ein kurzer Überblick über den Verlauf dieser Dressurversuche gegeben.

Zunächst mußte Dingo das Anzeigen von ausgelegten Gegenständen beigebracht werden. Zu diesem Zweck wurde ein Schlüssel, an dem die Witterung des Versuchsleiters haftete, vor den Augen des Hundes auf den Rasen geworfen. Dingo stürzte sogleich vorwärts und begann mit der Suche. In dem Augenblick, wo die Hündin den Gegenstand gefunden hatte, wurde mit einem lauten „Platz!" das Hinlegen befohlen. Das ängstlich und verwirrt niederkauernde Tier wurde nun mit einem kleinen Stück Hundekuchen belohnt und begeistert gelobt. Schon nach wenigen Versuchen zeigte Dingo beim Finden des Gegenstandes die gewünschte Reaktion, ohne dazu aufgefordert zu werden. Um die Dressur zu festigen, wurden dennoch an sechs weiteren Tagen die Übungsversuche wiederholt. Nun wurden jedoch verschiedene Gegenstände verwendet. Dadurch sollte vermieden werden, daß sich das Tier auf einen einzigen Gegenstand einstellte; es sollte vielmehr lernen, sich an einem bestimmten Geruch, nämlich dem Individualgeruch des Versuchsleiters, zu orientieren.

In der nächsten Phase begann nun die Umstellung auf den Buttersäuregeruch. Hierzu wurden die gleichen Gegenstände, die auch vorher verwendet worden waren, mit wenig Buttersäurelösung markiert. Dingo zeigte keinerlei Unsicherheit beim Ver-

weisen, kontrollierte die gefundenen Gegenstände jedoch gründlicher. — Schließlich wurden einige Schlüssel und Münzen geruchfrei gemacht und mit der Buttersäurelösung bestrichen. Das Auswerfen der Gegenstände erfolgte mit der Pinzette. Auch jetzt war das gewohnte Verhalten der Hündin zu beobachten: Dingo suchte konzentriert und hatte regelmäßig schon nach sehr kurzer Zeit den Gegenstand gefunden. Darauf legte sie sich, wobei sie die Nase fest auf den Gegenstand drückte und offensichtlich auf eine Belohnung wartete. Da das Versuchstier auch dann die beschriebene Reaktion zeigte, wenn mittels einer Einmalspritze lediglich einige Tropfen der Lösung auf den Boden getropft wurden, konnte nach etwa 300 Versuchen, die in 10 Tagen durchgeführt wurden, die Einstellung Dingos auf den Buttersäuregeruch als gelungen angesehen werden.

Insgesamt wurden Probeversuche mit 19 Hunden durchgeführt, von denen 5 auf Kunstfährten und 3 bei der Stöberarbeit ein positives Verhalten zeigten. Mit 3 Tieren konnten allerdings keine weiterführenden Versuche vorgenommen werden, da deren Führer in der folgenden Zeit nicht zur Verfügung standen. Demnach konnte die Fährtenarbeit mit 3 und die Stöberarbeit mit 2 Hunden fortgesetzt werden.

Fährten- und Stöberversuche sowie deren quantitative Auswertung

Die Fährtenversuche zur Ermittlung der Riechschärfe für Buttersäure wurden mit den Schäferhunden Barry, Gitte und Igor durchgeführt, die Stöberversuche mit dem Schäferhund Schikko, der jedoch nicht bis zum Abschluß der Versuche zur Verfügung stand, und dem Schäferhundbastard Dingo.

Zur Bestimmung der Riechschwelle durch Fährtenversuche wurde der Buttersäuregehalt der Paraffinöllösungen, mit denen die Duftgefäße gefüllt worden waren, nach jedem positiv ausgefallenen Versuch erniedrigt, bis bei einer bestimmten Verdün-

Tabelle 3

Verlauf der Schwellenbestimmung auf Kunstfährten bei dem Rüden Barry

Datum	Buttersäurekonzentration g/l Öl	Wertung	Bemerkungen
5. 8. 70	$2{,}3 \cdot 10^{-4}$	+	
5. 8. 70	$8{,}8 \cdot 10^{-5}$	+	
19. 8. 70	$8{,}3 \cdot 10^{-7}$	+	
19. 8. 70	$1{,}3 \cdot 10^{-7}$	+	
19. 8. 70	$1{,}0 \cdot 10^{-8}$	?	Barry war nicht zum Aufnehmen der Fährte zu bewegen. Einige Gefäße, die ihm schließlich gezeigt wurden, scharrte er ein.
19. 8. 70	$1{,}0 \cdot 10^{-8}$	+	
16. 9. 70	$5{,}3 \cdot 10^{-7}$	+	
16. 9. 70	$2{,}3 \cdot 10^{-8}$	+	
16. 9. 70	$1{,}0 \cdot 10^{-8}$	?	Ohne die Kunstfährte zu beachten, zog Barry mit tiefer Nase immer wieder zu nahegelegenen Büschen (Kaninchenfährten?).
16. 9. 70	$2{,}6 \cdot 10^{-9}$	+	
18. 9. 70	$2{,}0 \cdot 10^{-11}$	—	
18. 9. 70	$4{,}8 \cdot 10^{-10}$	+	
26. 9. 70	$8{,}4 \cdot 10^{-11}$	—	
26. 9. 70	$4{,}8 \cdot 10^{-10}$	+	

nungsstufe aus dem Verhalten des Tieres auf eine unterschwellige Konzentration des gebotenen Riechstoffes geschlossen werden konnte.

In Tab. 3 wird als Beispiel für den Verlauf der Untersuchungen ein Protokollauszug von den Fährtenversuchen mit dem Rüden Barry wiedergegeben.

Die Fährtenhunde verhielten sich bei den einzelnen Versuchen sehr unterschiedlich. So ließen sie bei einigen Versuchen jede Suchfreude vermissen und gingen trotz wiederholter Aufforderung zum Suchen mit hoher Nase in irgendeine Richtung. An anderen Versuchstagen, häufig aber auch schon am gleichen Versuchstag nach einer kurzen Unterbrechung der Arbeit, suchten sie vom Fährtenansatz sehr intensiv. Dabei waren bei jedem Versuchstier eindeutige Reaktionen auf eine Wahrnehmung des Riechstoffes zu beobachten, die sich von den Verhaltensweisen, welche das Versuchstier bei einer vergeblichen Suche zeigte, klar unterschieden. Dies soll durch den folgenden Protokollauszug verdeutlicht werden, in dem das Verhalten des Rüden Barry beim erfolglosen Suchen dem Verhalten, welches das Tier beim erfolgreichen Ausarbeiten einer Duftlinie zeigte, gegenübergestellt wird (s. auch Abb. 4).

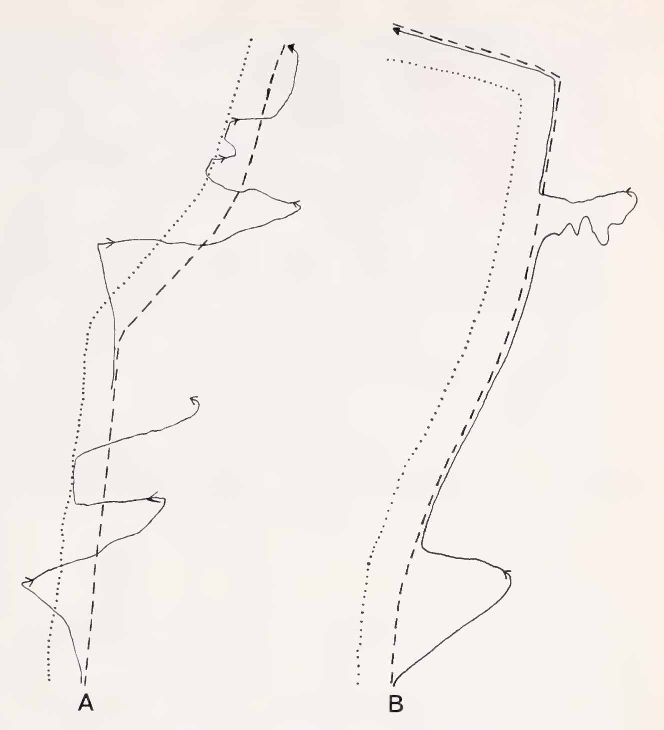


Abb. 4. Darstellung des Verlaufes von zwei Kunstfährten sowie des Weges, den der Rüde Barry zurücklegte. — *Fährte A:* Konzentration der Lösung: 2,0 · 10^{-11} g Buttersäure pro 1 l Paraffinöl. Auf einer Länge von 89 m wurden 390 Duftgefäße ausgelegt. — *Fährte B:* Konzentration der Lösung: 4,8 · 10^{-10} g Buttersäure pro 1 l Paraffinöl. Auf einer Länge von 82 m wurden 380 Duftgefäße ausgelegt.
Beide Versuche wurden am 18. 9. 1970 im Stadtpark von Hamburg durchgeführt. Das Auslegen der Gefäße war gegen 8.00 Uhr abgeschlossen; Versuchsbeginn 10.10 Uhr.
Zeichenerklärung: - - - - Fährtenverlauf; ——— Weg des Hundes; . . . . . Weg des Fährtenlegers.

Am Ansatz beider Fährten waren jeweils geringe Mengen der betreffenden Lösung vertropft worden, um dem Hund die Aufnahme der Witterung zu erleichtern. Am Ende jeder Fährte war ein Gegenstand abgelegt worden. Während der Versuche wurde Barry von Polizeiobermeister Neubauer an einer langen Laufleine geführt. Etwa 15—20 m seitlich hinter dem Hundeführer folgte der Versuchsleiter dem suchenden Rüden.

Fährte A (s. Abb. 4)

Zunächst wurde dem Führer des Hundes der Fährtenansatz gezeigt. Danach wurde Barry die Fährtenleine angelegt, worauf der Rüde sofort die Nase senkte und vorwärts zog. Der Fährtenansatz wurde von Barry, trotz der Aufforderung zur Witte-

rungsnahme, überlaufen. Aber schon nach wenigen Metern verlangsamte er sein Tempo und begann mit tiefer Nase intensiv zu suchen. Hierbei überquerte er häufig die Kunstfährte, zeigte aber keine Reaktion, die auf eine Wahrnehmung des Duftes schließen ließ. Während der Suche entfernte sich Barry ständig sowohl nach links als auch nach rechts von der Fährte. Jedesmal wurde sein Führer vom Versuchsleiter aufgefordert, den Rüden von der eingeschlagenen Richtung abzuziehen. Nach etwa 40 Metern wurde der Versuch unterbrochen und Barry zur erneuten Witterungsnahme an einigen Duftgefäßen, die der Versuchsleiter dem Hundeführer zeigte, herangerufen. Darauf wurde der Rüde durch ständige „Such! Such!"-Kommandos zur weiteren Suche aufgefordert. Obwohl er auch auf diesem zweiten Teilstück intensiv arbeitete und die Kunstfährte häufig kreuzte, war in keiner Phase eine positive Reaktion auf die Buttersäurefährte zu beobachten. Einige Male nahm Barry die parallel zur Kunstfährte verlaufende Spur des Fährtenlegers auf. Sein Führer wurde darauf hingewiesen und zog den Rüden ab. Etwa 3 m vor dem Fährtenende bekam Barry schließlich Witterung von dem dort liegenden Gegenstand, der mit einer stärker riechenden Buttersäurelösung markiert war, und verwies ihn durch Hinlegen. Nach Beendigung des ersten Versuches wurde Barry die Fährtenleine abgenommen. Etwa 15 Minuten später begann der zweite Versuch.

Fährte B (s. Abb. 4)

Zunächst wurde dem Führer des Hundes der Fährtenansatz gezeigt. Nach dem Anlegen der Fährtenleine senkte Barry sofort die Nase und zog ungestüm vorwärts. Am Fährtenansatz witterte der Rüde nach der entsprechenden Aufforderung nur kurz und ging, intensiv suchend, nach rechts von der gelegten Fährte weg. Nach etwa 15 Metern wurde sein Führer aufgefordert einzugreifen und den Rüden nach links zu ziehen. Barry überquerte nun mit tiefer Nase die Duftlinie, verhielt plötzlich, wendete und strebte in gerader Richtung direkt auf der Kunstfährte vorwärts. Während der Rüde zu Beginn des Versuches mit wechselndem Tempo gearbeitet und die Nase suchend nach links und rechts gewendet hatte, ging er nun mit gleichmäßigem Tempo etwa 50 Meter auf der Fährte. Nun verlor er den Duftfaden und wich nach rechts aus. Hier begann er zu kreisen, d. h. er wechselte häufig die Richtung und suchte unruhig den Boden ab. Als er sich dabei immer weiter von der Fährte entfernte, wurde Barrys Führer durch Zuruf aufgefordert, den Rüden nach links zu ziehen. Barry wechselte nach dieser Korrektur die Richtung. Beim Überqueren der Fährte bog er plötzlich rechtwinklig ab und und folgte dem Fährtenverlauf. Er ging den Bogen, den die Fährte im Schlußstück beschrieb, ganz genau, und verwies nach etwa 20 Metern den Schlußgegenstand durch Hinlegen.

Wie bei der Fährtenarbeit, so war auch bei den Stöberversuchen eine sichere Reaktion der Versuchstiere auf die Wahrnehmung des gebotenen Riechstoffes zu beobachten. Sowohl der Schäferhund Schikko als auch der Bastard Dingo beherrschten nach Abschluß der Probeversuche ihre Aufgabe, das Finden des ausgelegten Duftgefäßes durch Hinlegen anzuzeigen. Um ein einwandfreies Resultat zu erzielen, wurden für jeden Stöberversuch außer dem duftstoffgefüllten Gefäß zwei weitere Glasröhrchen ausgelegt, die mit dem reinen Lösungsmittel gefüllt waren. Im folgenden soll durch eine detaillierte Schilderung der mit Dingo durchgeführten Versuche ein Bild von der allgemeinen Versuchssituation vermittelt werden.

Die Stöberarbeit mit Dingo wurde im Garten eines Nebengebäudes des Zoologischen Instituts der Universität Hamburg durchgeführt, wo für die Versuche eine etwa 5 × 15 m große Rasenfläche zur Verfügung stand. Für jeden Versuch wurden jeweils drei gefüllte Gefäße, von denen eines die Buttersäurelösung enthielt, mit einer Pinzette ausgelegt. Dabei wurde von Versuch zu Versuch die Anordnung der drei Glas-

röhrchen, deren Abstand zueinander in der Regel 30—50 cm betrug, geändert. Die Glasröhrchen wurden nach jedem Versuch eingesammelt. Während der Vorbereitungszeit und zwischen den Einzelversuchen lief Dingo frei auf dem Versuchsgelände umher. Häufig lag die Hündin auch auf oder neben der Rasenfläche, auf der die Versuche durchgeführt wurden, und beobachtete den Versuchsleiter.

Nach jedem Verweisen des richtigen Röhrchens wurde Dingo gelobt und mit

Tabelle 4

Protokollauszug über Stöberversuche mit der Hündin Dingo

(Die Versuche wurden am 16. 8. 1970 von 18.45 bis 19.30 Uhr durchgeführt. Konzentration der Lösung: $1{,}9 \cdot 10^{-7}$ g Buttersäure / 1 l Öl)

Nr.	Weg des Versuchstieres	Bemerkungen	Wertung
1		Nach Prüfung von 1 und 3 blickte Dingo umher und mußte zur Weitersuche aufgefordert werden.	+
2		D. prüfte zunächst 2, dann 1 ... (siehe Nr. 1).	+
3		—	—
4		—	+
5		Vor dem Verweisen 1 mehrfach geprüft.	+
6		—	+
7		—	+
8		Alle Gefäße mehrfach geprüft, ins Maul genommen und verschleppt.	—
9		—	+
10		Nach längerer Suche 1 als erstes gefunden.	+
11		—	—
12		1 und 3 geprüft und Suche aufgegeben; nach erneuter Aufforderung weitergesucht und 1 verwiesen.	+
13		2 mehrfach geprüft, dann nach längerer Suche 1 gefunden und verwiesen.	+
14		Sofort 1 gefunden.	+

Zeichenerklärung: ●1 = Mit Buttersäure gefülltes Gefäß; 02, 03 = Verleitungsgefäße.

einem kleinen Stück Hundekuchen belohnt. Bei einer Falschwahl reichte ein lautes „Nein!", um das Versuchstier erschreckt aufspringen und weitersuchen zu lassen. Eine Bestrafung des Tieres wurde in jedem Fall vermieden, da sich gezeigt hatte, daß Dingo schon auf eine leichte Züchtigung sehr empfindlich reagierte.

Als richtig wurden nur solche Versuche gewertet, bei denen sich das Versuchstier eindeutig für das mit der Buttersäurelösung gefüllte Gefäß entschied, indem es dieses durch Niederlegen verwies (s. Tab. 4). Alle Versuche, bei denen Dingo durch einen Zuruf an einer Falschwahl gehindert wurde, wurden als Fehlversuche protokolliert, auch wenn die Hündin anschließend das richtige Gefäß anzeigte.

Insgesamt wurden mit Dingo 1200 Versuche durchgeführt, um die Buttersäurekonzentration zu ermitteln, die vom Versuchstier gerade nicht mehr wahrgenommen werden konnte. Zwischen dieser Konzentrationsstufe und der nächsthöheren, auf die Dingo noch positiv reagierte, lag dann die Riechschwelle des Versuchstieres.

Tabelle 5a

Ergebnisse der Versuchsserien mit einer noch überschwelligen Buttersäurekonzentration
(Versuchstier: Dingo)

Datum	Zeit	Konzentration	Anzahl der Versuche	+	—
20. 8. 70	18.30 — 20.05	$9 \cdot 10^{-10}$ g BS pro 1 P.-Öl	20	12	8
22. 8. 70	11.40 — 12.50		18	14	4
24. 8. 70	14.15 — 14.35		15	11	4
			53	37	16

Tabelle 5b

Ergebnisse der Versuchsserien mit einer unterschwelligen Buttersäurekonzentration
(Versuchstier: Dingo)

Datum	Zeit	Konzentration	Anzahl der Versuche	+	—
11. 9. 70	14.35 — 16.10	$5{,}0 \cdot 10^{-10}$ g BS pro 1 P.-Öl	15	6	9
12. 9. 70	18.15 — 18.45		12	9	3
15. 9. 70	11.40 — 13.00		21	8	13
16. 9. 70	15.20 — 16.15		7	2	5
19. 9. 70	15.55 — 16.20		21	6	15
			76	31	45

Da durch ein längeres Arbeiten mit unterschwelligen Konzentrationen die Dressur sehr schnell zusammenbrechen kann (NEUHAUS 1953; TEICHMANN 1959; BRETTING 1972), wurden regelmäßig in jede Versuchsserie Übungsversuche eingeschoben, bei denen die Duftgefäße mit einer höher konzentrierten Buttersäurelösung gefüllt waren. Diese Übungsversuche sind in den Tabellen 5 a und 5 b nicht berücksichtigt.

Nach den Versuchsergebnissen kann angenommen werden, daß für Dingo die Schwellenkonzentration des gelösten Duftstoffes zwischen $9 \cdot 10^{-10}$ g und $5 \cdot 10^{-10}$ g Buttersäure pro Liter Paraffinöl liegt. Diese Aussage läßt sich unter Anwendung des

Vierfelderschemas statistisch überprüfen. Hierbei ergibt sich ein χ^2 von 10,55, dem nach PÄTAU (1942) eine Wahrscheinlichkeit $P = 0{,}00075$ entspricht. Da diese Wahrscheinlichkeit unter der Sicherungsgrenze von 0,0027 liegt, gilt die oben gemachte Annahme als gesichert.

Aus Abb. 1 ist zu entnehmen, daß bei einer gelösten Buttersäuremenge von $9 \cdot 10^{-10}$ g in 1 Liter Paraffinöl $1{,}7 \cdot 10^5 - 2{,}9 \cdot 10^4$ Duftmoleküle von 1 mm^2 Gefäßoberfläche pro Sekunde verdampfen. Der entsprechende Wert für einen Buttersäuregehalt von $5 \cdot 10^{-10}$ g liegt zwischen $1{,}2 \cdot 10^5$ und $2{,}0 \cdot 10^4$ Duftmolekülen. Unter Beachtung der gesamten Oberfläche der Duftgefäße – die Gefäßoberfläche betrug im Durchschnitt 5 mm^2 – würde danach die Schwellenkonzentration zwischen $8{,}5 \cdot 10^5$ ($= 1{,}7 \cdot 10^5 \cdot 5$) und $1{,}0 \cdot 10^5$ ($= 2{,}0 \cdot 10^4 \cdot 5$) Molekülen Buttersäure pro cm^3 Luft liegen.

Nun ist jedoch zu berücksichtigen, daß das Versuchstier schon in etwa 10 cm Entfernung von der Gefäßoberfläche auf den Duftstoff reagierte. Da nach dem 1. Fickschen Diffusionsgesetz die Buttersäurekonzentration umgekehrt proportional der Entfernung von der Duftquelle abnimmt, muß die reaktionsauslösende Schwellenkonzentration schwächer sein als zunächst angenommen.

Bei konstanten Luft- und Temperaturverhältnissen kann man voraussetzen, daß sich schon nach kurzer Zeit bei gleichmäßiger Verdampfung der Buttersäure in den verschiedenen Entfernungen von der Duftquelle relativ konstante Konzentrationen einstellen. Unter dieser Annahme läßt sich nach NEUHAUS (1965) mit Hilfe der 1. Fickschen Differentialgleichung für jede Entfernung von der Duftquelle die Duftkonzentration berechnen, wenn die pro Sekunde verdampfende Molekülanzahl bekannt ist. Die Gleichung lautet

$$\frac{dm}{dt} = -D \cdot q \cdot \frac{dc}{dx}$$

m = diffundierende Masse des Duftstoffes
t = Zeit
D = Diffusionskoeffizient (temperaturabhängig)
q = Fläche der Diffusion (in cm^2)
c = Konzentration des Duftstoffes
x = Diffusionsrichtung (cm), senkrecht auf q.

Bei Duftquellen, die sich auf dem Erdboden befinden, nehmen die Diffusionsflächen die Form von Halbkugeln mit dem Radius r an. Wegen der kleinen Oberfläche der verwendeten Duftgefäße kann die Ausdehnung der Duftquelle selbst vernachlässigt werden und diese als der geometrische Mittelpunkt aller Halbkugelflächen gelten. Danach veränderte sich die 1. Ficksche Differentialgleichung folgendermaßen:

$$\frac{dm}{dt} = -D \cdot 2\pi r^2 \cdot \frac{dc}{dr}$$

Durch Umformung dieser Gleichung erhält man

$$c = \frac{\frac{dm}{dt}}{D 2\pi r}$$

(Eine ausführliche Beschreibung der mathematischen Ableitung dieser Gleichung sowie ihre Diskussion gibt NEUHAUS 1965 in der Zeitschrift für vergleichende Physiologie **49**, 475–478.)

Für die Errechnung der Grenzwerte, zwischen denen die Riechschwelle des Versuchstieres Dingo liegt, sind folgende Größen zu berücksichtigen:

a. $\frac{dm}{dt} = 8{,}5 \cdot 10^5$ b. $\frac{dm}{dt} = 1{,}0 \cdot 10^5$

$$D = 0{,}072 \text{ bei } 20^\circ \text{ C}, r \approx 10 \text{ cm}$$

a. $\frac{dc}{dr} = \frac{8{,}5 \cdot 10^5}{-0{,}072 \cdot 2\pi} \cdot \frac{1}{r^2}$ b. $\frac{dc}{dr} = \frac{1{,}0 \cdot 10^5}{-0{,}072 \cdot 2\pi} \cdot \frac{1}{r^2}$

$-\frac{dc}{dr} = \frac{1{,}9 \cdot 10^6}{r^2}$ $-\frac{dc}{dr} = \frac{2{,}2 \cdot 10^5}{r^2}$

$c = \frac{1{,}9 \cdot 10^6}{r}$ $c = \frac{2{,}2 \cdot 10^5}{r}$

$c = 1{,}9 \cdot 10^5$ $c = 2{,}2 \cdot 10^4$

Die Riechschwelle des Schäferhundbastards Dingo für Buttersäure liegt zwischen $2 \cdot 10^5$ und $2 \cdot 10^4$ Molekühlen pro cm^3 Luft.

Die Ergebnisse der Fährtenversuche sind in der folgenden Tabelle 6 zusammengestellt.

Tabelle 6

Ergebnisse der Fährtenversuche

Versuchstier	Anzahl der Fährtenversuche	noch wahrgenommen g/l P.-Öl	nicht mehr wahrgenommen g/l P.-Öl
Barry	14	$5 \cdot 10^{-10}$	$8 \cdot 10^{-11}$
Gitte	39	$3 \cdot 10^{-9}$	$5 \cdot 10^{-10}$
Igor	49	$2 \cdot 10^{-8}$	$7 \cdot 10^{-9}$

Aus den in Tab. 6 angegebenen Grenzkonzentrationen wurde nach dem oben aufgezeigten Verfahren der Molekülbereich ermittelt, in dem die Schwellenkonzentration für die einzelnen Versuchstiere liegt (s. Tab. 7).

Tabelle 7

Zusammenstellung der Ergebnisse von Freilandversuchen zur Ermittlung des Riechschwellenbereiches für Buttersäure in Molekülen pro cm^3 Luft

Versuchstier	Methode	Schwellenbereich Moleküle/cm^3 Luft
Barry ♂	Fährte	$1 \cdot 10^5 - 5 \cdot 10^3$
Dingo ♀	Stöbern	$2 \cdot 10^5 - 2 \cdot 10^4$
Gitte ♀	Fährte	$5 \cdot 10^5 - 2 \cdot 10^4$
Igor ♂	Fährte	$2 \cdot 10^6 - 2 \cdot 10^5$
Schikko ♂	Stöbern	$5 \cdot 10^9 - 2 \cdot 10^9$ [1]

[1] Die Stöberversuche mit Schikko mußten abgebrochen werden, so daß keine Bestimmung des Schwellenbereiches möglich war.

Hierbei wurde bei den Stöberversuchen davon ausgegangen, daß die Versuchstiere den Buttersäuregeruch in einer Entfernung von etwa 10 cm von der Duftquelle witterten. Diese Annahme resultiert aus folgenden Beobachtungen: Alle Versuchstiere gingen mit tiefer Nase und arbeiteten nur dann fehlerfrei, wenn sie direkt auf der Fährte gingen; andererseits verloren alle drei Versuchstiere schon bei leichten Abweichungen vom Fährtenverlauf den Duftfaden.

Mögliche Beeinflussung der Versuchstiere

Ashton/Eayrs/Moulton (1957, 1960—61) kritisieren, daß mit Ausnahme der Versuche von Becker/Markee/King (1957) bei allen Riechschwellenbestimmungen, die mit Hunden durchgeführt wurden, ein Beobachter anwesend war, der die Lage der Testsubstanz kannte. Die Autoren fahren dann fort: „thus the possibility exists that some cue could have passed from observer to dog which could have influenced the results."

Um eine solche Fehlerquelle von vornherein auszuschalten, wurden die Fährten stets vor dem Erscheinen der Hundeführer gelegt; diese wurden außerdem aufgefordert, nur nach einem entsprechenden Hinweis in den Versuchsablauf einzugreifen. Auf eine Suche ohne Hundeführer wurde ganz bewußt verzichtet, da den Versuchstieren die gewohnte Arbeitssituation erhalten bleiben sollte.

Eine eventuelle Beeinflussung der Hunde durch den Versuchsleiter war einmal wegen des relativ großen Abstandes zum Versuchstier unwahrscheinlich, zum anderen waren sich Versuchsleiter und Fährtenhunde völlig fremd, so daß diese auf unbedachte Bewegungen des Versuchsleiters häufig mit aggressivem Verhalten reagierten. Ein lenkender Einfluß durch unbewußte Zeichen ist aber sicher nur zu erwarten, wenn die Bewegungen des Menschen dem Tier vertraut sind.

Auch für die Stöberversuche mit Dingo ist eine Beeinflussung des arbeitenden Tieres auf Grund der Versuchsbedingungen auszuschließen, zumal der Versuchsleiter auf diese Möglichkeit besonders achtete. Der einwandfreie Versuchsablauf wird bestätigt durch das Ergebnis der im folgenden beschriebenen Kontrollversuche.

Während sich Versuchsleiter und Versuchstier hinter einem 2 Meter hohen Bretterzaun aufhielten, legte eine zweite Person die gefüllten Glasgefäße aus, fertigte anschließend eine Skizze an, auf der die Lage der Duftquelle und der beiden Verleitungsgefäße gekennzeichnet war, und begab sich ebenfalls hinter die Bretterwand. Darauf wurde Dingo vom Versuchsleiter, der die Lage der Duftquelle nicht kannte, zum Versuchsplatz geführt und zum Suchen aufgefordert. Nach erfolgtem Verweisen eines Röhrchens konnte nun die Wahl des Hundes an Hand der Skizze, die in der Nähe des Versuchsplatzes abgelegt war, auf ihre Richtigkeit überprüft werden. Das Ergebnis dieser Versuche, die an zwei Tagen durchgeführt wurden, ist in Tabelle 8 zusammengefaßt.

Bei allen Versuchen, die mit überschwelligen Duftkonzentrationen durchgeführt wurden, beträgt der durchschnittliche Prozentsatz der Richtigwahlen etwa 63 %. Der Anteil der Richtigwahlen der Kontrollversuche liegt mit etwa 70 % in diesem Bereich und zeigt, daß der Erfolg Dingos nicht auf irgendwelchen unbewußten Ausdrucksbewegungen des Versuchsleiters basiert.

Ergänzend sei noch darauf hingewiesen, daß Dingo während der Arbeit mit der unterschwelligen Duftkonzentration $5 \cdot 10^{-10}$ g pro l Lösungsmittel ($= 1 \cdot 10^5 - 2 \cdot 10^4$ Moleküle/cm^3 Luft) bei 41 % der Versuche richtig wählte.

Damit liegt der Anteil der Richtigwahlen noch über der Zufallserwartung von 33 % (Dreiwahl). Dieser relativ zu hohe Prozentsatz ist möglicherweise durch die relativ geringe Anzahl von Versuchen zu erklären, die mit der unterschwelligen Duft-

Tabelle 8

Ergebnisse von Stöberversuchen mit Dingo, bei deren Durchführung dem Versuchsleiter die Lage der Duftquelle unbekannt war

Datum	Zeit	Konzentration in g BS/l P.-Öl	Anzahl der Versuche	+	—
15. 8. 70	19.10—20.15	$2{,}2 \cdot 10^{-7}$	22	15	7
24. 8. 70	14.15—15.35	$9 \cdot 10^{-10}$	15	11	4
			37	26	11

konzentration aus dressurtechnischen Gründen durchgeführt werden konnten, so daß mit wachsender Anzahl von Versuchen eine Annäherung an den zu erwartenden Wert anzunehmen wäre. Wahrscheinlicher ist jedoch, daß die betreffende Duftkonzentration für Dingo nur sehr wenig unter der Riechschwelle liegt. Bedingt durch die natürlichen Schwankungen der Riechschwelle würde so das Versuchstier den gebotenen Duft manchmal gerade noch wahrgenommen haben.

Besprechung der Ergebnisse

Die Riechschwellenbereiche für Buttersäure, die durch die Stöber- und Fährtenversuche festgestellt wurden, bestätigen die Ansicht, daß die in der Gebrauchshundepraxis gezeigten Leistungen eine ausgeprägte Riechfähigkeit des Makrosmatikers Hund vermuten lassen. Bei einem Vergleich der in den Freilandversuchen ermittelten Ergebnisse mit der Riechschwelle des Menschen für Buttersäure, die von v. Skramlik (1948) mit $7 \cdot 10^9$ Molekülen pro cm^3 Luft angegeben wird, zeigt sich, daß der Hund noch Buttersäurekonzentrationen wahrnimmt, die um das 10 000- bis 1 000 000fache unter der spezifischen Reizschwelle des Menschen liegen.

In Laborversuchen, die mit einem nicht ganz reinrassigen Foxterrier, Schäferhunden, einem Rottweiler und einem Hovawart durchgeführt wurden, erhielt Neuhaus (1953, 1957) Schwellenwerte für Buttersäure, die um das 10- bis 100fache tiefer liegen als die in der vorliegenden Arbeit beschriebenen.

Abgesehen von der Möglichkeit, daß die vom Verfasser geprüften Hunde zufällig eine schlechtere Riechschärfe als die im Labor geprüften hatten, könnte noch folgende Überlegung von Bedeutung sein. Elektrophysiologische Untersuchungen ergaben, daß schon beim Einblasen reiner Luft in die Nase eines Kaninchens eine erhöhte Impulsfrequenz in den Mitralzellen des Bulbus olfactorius auftritt (Adrian 1953). Hieraus kann man schließen, daß die Summe der im Riechhirn des Hundes einlaufenden Informationen beim Ausarbeiten des Duftfadens einer Fährte weitaus höher sein dürfte. Je höher nun der „Störpegel" des Bodengeruches ist, um so schwieriger wird das „Identifizieren" der von einem schwachen Duftfaden stammenden Information sein. Dieser hohe Pegel an Störgerüchen, der bei allen Fährten- und Stöberversuchen vorlag, könnte eine Erklärung für die unterschiedlichen Ergebnisse der vom Verfasser durchgeführten Freiland- und der von Neuhaus vorgenommenen Laborversuche sein. Letztere wurden zwar in einem geschlossenen Raum mit allen seinen Nebengerüchen durchgeführt, hatten aber den Vorteil, daß die Duftquelle inmitten einer gesäuberten Glasplatte lag, so daß das Duftprüffeld frei von Stördüften war (Neuhaus 1953).

Einen Zusammenhang zwischen Riechschwellenhöhe und allgemeinem Geruchpegel hat Komuro (1922) beim Menschen experimentell nachgewiesen. Durch Riechschwellenbestimmungen in einer camera odore carens konnte aufgezeigt werden, daß die

hier erzielten Werte durchschnittlich um 25 % tiefer lagen als jene, die in einem normalen, als geruchlos geltenden Raum ermittelt wurden. Dieses Ergebnis stützt die obengenannte Vermutung, daß mit zunehmender Stärke des allgemeinen Geruchpegels eine Erhöhung der Riechschwelle eintritt. Unter Beachtung dieses Gesichtspunktes kann man die Riechschwellenwerte, die sich durch die Freilandversuche ergaben, den Laborergebnissen gleichstellen, durch die NEUHAUS (1953, 1956) beim Hund die bis jetzt beste Riechleistung eines landlebenden Wirbeltieres nachwies.

Morphologische und physiologische Grundlagen der hundlichen Riechleistung

Versucht man, die enormen Unterschiede in der Riechleistung von Mensch und Hund zu begründen, fällt zunächst das weitaus größere Riechepithel des Hundes auf. Es beträgt beim Schäferhund nach MÜLLER (1955) in beiden Nasenhälften 150 cm^2 und enthält $2 \cdot 10^8$ Sinneszellen. Demgegenüber findet man beim Menschen auf 5 cm^2 $2 \cdot 10^7$ Riechzellen (EHRENSVÄRD 1942[2]).

Durch mikroskopische Untersuchungen der Regio olfactoria verschiedener Species konnte festgestellt werden, daß von jeder Sinneszelle zur Epitheloberfläche ein relativ kurzer Dendrit emporragt, der einen kolbenförmigen Fortsatz, das Riechkölbchen, über die Epitheloberfläche vorschiebt (GASSER 1956; DE LORENZO 1960, 1963; ANDRES 1966; SEIFERT/ULE 1967 u. a.). Von den Seiten der Riechkölbchen entspringen Cilien, die sich in ein dickes Anfangsstück, ein Übergangsstück und ein dünnes Endstück gliedern (SEIFERT et al. 1970).

Es gilt als sicher, daß die Perzeption der Riechstoffe durch die Cilien erfolgt, wahrscheinlich durch deren dünne Endstücke. Unterstützt wird diese Annahme durch die Entdeckung der Cilienstruktur in zahlreichen anderen Rezeptoren (z. B. in der Retina, siehe DE ROBERTIS 1956; im Innenohr, siehe WERSÄLL 1956; in Chemorezeptoren von Planarien, siehe MACRAE 1967).

Durch die Cilienstruktur wird die perzipierende Oberfläche des Riechepithels um einen beträchtlichen Faktor vergrößert. Nach einem von SITTE (1964, 1967) entwickelten Meßverfahren ergibt sich für die dünnen Cilienendstücke von Hund, Katze und Kaninchen eine durchschnittliche Länge von 50 μ. Bei einem Durchmesser von etwa 0,08 μ (SEIFERT 1970) erhält man daraus für ein Cilienendstück eine Oberfläche von 12,6 μ^2.

SEIFERT (1970) fand beim Hund bis zu 30 Cilien pro Riechkölbchen. Bei Annahme eines durchschnittlichen Wertes von 20 Cilien ergibt sich eine Vergrößerung des von MÜLLER vermessenen Riechepithels des Hundes von 150 cm^2 auf rund 500 cm^2.

Nun zeigt das gesamte sensorische Areal keine gleich große Empfindlichkeit für alle Duftstoffe, da nicht alle Rezeptoren von einer gleichen Molekülart erregt werden. Vielmehr können die Duftmoleküle nur mit einer für jeden Duftstoff spezifischen Kombination von Akzeptortypen reagieren (ADRIAN 1951; HAINER et al. 1954; NEUHAUS 1955; KAFKA 1971), wobei Akzeptoren nach KAFKA (1971, S. 466) als „molekulare Strukturen und Funktionselemente zu definieren sind, die für die Aufnahme und Wandlung des Reizes . . . verantwortlich sind."

Für den Menschen wird eine begrenzte Anzahl von Geruchsklassen angenommen — HENNING (1924) nimmt 6 Klassen an, ZWAARDEMAAKER (1925) 9, CROCKER und HENDERSEN (1927) 4, AMOORE et al. (1964) 7. Dementsprechend ist eine begrenzte Anzahl von Akzeptortypen zu erwarten. Ähnliche Überlegungen dürften auch für den Säuger Hund zutreffend sein.

[2] Nach NEUHAUS (1957) dürfte die von EHRENSVÄRD geschätzte Riechzellenzahl allerdings weitaus niedriger liegen.

Entscheidend für die Wirksamkeit einer Duftstoffmenge ist nun die Anzahl von Akzeptoren eines bestimmten Typus (KAFKA 1971), da bei einer hohen Anzahl von spezifischen Akzeptoren die Wahrscheinlichkeit größer ist, daß ein Duftmolekül „ins Ziel trifft" und eine Erregung auslöst. Die enorme Rezeptoroberfläche des Hundes von 500 cm² (s. o.) läßt also eine größere Sicherheit im Einfangen und Verwerten von Duftmolekülen, die auf das Riechepithel gelangen, vermuten.

Die dadurch bedingte relativ hohe Anzahl von erregten Sinneszellen ist sicherlich ein entscheidender Faktor für die Auslösung einer Geruchsempfindung. Diesen Schluß lassen histologische Untersuchungen am Bulbus olfactorius des Kaninchens (ALLISON/WARWICK 1949) und der Ratte (ANDRES 1965) zu. Hierbei ergab sich z. B., daß 26 000 Axone peripherer Nervenzellen zu einem Glomerulus im Bulbus des Kaninchens ziehen, wo sie u. a. Synapsen mit den Dendritenverzweigungen von 24 Mitralzellen, den zweiten Neuronen der Riechbahn, bilden. — ANDRES (1965) kommt auf Grund struktureller Unterschiede der Sinneszellaxone zu dem Schluß, daß einzelne Fasertypen Ausläufer von Riechzellen mit unterschiedlicher Geruchsempfindung sein könnten, wodurch sich bestätigen ließe, daß unterschiedliche Verteilungsmuster in den einzelnen Glomeruli vorliegen.

Um durch Darbietung eines Geruchsstoffes in weiterleitenden Mitralzellen ein Aktionspotential auszulösen, müssen Impulse von zahlreichen Rezeptoren in einem Glomerulus einlaufen. Es kommt also zu starker Konvergenz der Erregungen (NEUHAUS 1955 u. a.).

Auf Grund vorstehender Überlegungen scheinen folgende Schlußfolgerungen möglich: 1. Eine Duftwahrnehmung tritt erstmals auf, wenn dem Riechhirn Impulse von einer bestimmten Anzahl von Mitralzellen zugeleitet werden. 2. Bei welcher Duftkonzentration Aktionspotentiale in den Mitralzellen auftreten, hängt von der Anzahl gleicher Axontypen in einem Glomerulus ab (ANDRES 1965). Da angenommen werden muß, daß von einer geringen Duftmenge immer nur ein gewisser Prozentsatz spezifischer Rezeptoren erregt wird, wird bei einem hohen Anteil gleicher Fasertypen in einem Glomerulus die Erregungsschwelle der Mitralzellen früher erreicht als bei einem geringen Anteil gleicher Fasertypen. 3. Der Prozentsatz der erregten Rezeptoren ist abhängig von der Anzahl der spezifischen Akzeptoren, worüber die Größe der Rezeptoroberfläche (des sensorischen Areals) eine gewisse Aussage zuläßt.

Zusammenfassung

1. Es wird eine Methode zur Bestimmung der Riechschwelle bei Hunden in Freilandversuchen beschrieben.
2. Zur quantitativen Bestimmung der Duftmoleküle, die bei verschieden konzentrierten Duftstofflösungen von den Duftquellen verdampfen, wird eine Eichkurve erstellt.
3. Zwei Vorrichtungen zum Legen von Kunstfährten werden beschrieben.
4. In Probeversuchen werden Hunde ausgewählt, die auf den gebotenen Duftstoff Buttersäure ansprechen.
5. Die Versuche zur Riechschwellenbestimmung ergeben für vier Hunde Werte, die zwischen $2 \cdot 10^6$ und $5 \cdot 10^3$ Molekülen Buttersäure pro cm³ Luft liegen.
6. Es wird die Bedeutung des Riechsinnes für den Hund diskutiert.

Summary

Field trials with dogs to find out the olfactory threshold for butyric acid

1. A method is described for testing the olfactory threshold of dogs in field trials.
2. A curve is made, showing the evaporation rates of butyric acid in correlation to the concentration of this odorant in the used solutions.
3. Two apparatus for making imitated tracks are described.
4. Dogs are chosen accepting the offered odorant.

5. The results of the experiments with four dogs show that their olfactory thresholds are about $2 \cdot 10^6$ and $5 \cdot 10^3$ molecules of butyric acid in 1 cm^3 of air.
6. It is discussed the importance of the sense of smell for the dog.

Danksagung

Für die Hilfe beim Entwurf und Anfertigen der Geräte danke ich Herrn P. Renwrantz, Herrn Krause und Herrn Thomsen. Für die Unterstützung bei der Durchführung der Versuche danke ich Fräulein H. Viel, den Hundeführern der Hamburger Polizei und besonders Herrn Polizeihauptmeister Möller, dem Leiter der Polizeihundschule Hamburg-Borstel.

Literatur

Adrian, E. D. (1951): Olfactory discrimination. Ann. Psychol. **50**, 107—113.
— (1953): The mechanism of olfactory stimulation in the mammal. Advmt. Sci., London **9**, 417—420.
Allen, F. A. (1937): Olfactory and trigeminal conditioned reflexes in dogs. Am. J. Physiol. **118**, 532—539.
Allison, A. C.; Warwick, R. T. T. (1949): Quantitative observations on the olfactory system of the rabbit. Brain **72**, 186—197.
Amoore, J. E.; Johnston jr., J. W.; Rubin, M. (1964): Die stereochemische Theorie des Geruchs. Umschau **64**, 600—604.
Andres, K. H. (1965): Der Feinbau des Bulbus Olfactorius der Ratte unter besonderer Berücksichtigung der synaptischen Verbindungen. Z. Zellforsch. mikrosk. Anat. **65**, 530—561.
— (1966): Der Feinbau der Regio olfactoria. Z. Zellforsch. mikrosk. Anat. **69**, 140 ff.
Ashton, E H.; Eayrs, J. T.; Moulton, D. G. (1957): Olfactory acuity in the dog. Nature **179**, 1069—1070.
Becker, R. F.; Markee, J. E; King, J. E. (1957): Studies on olfactory acuity in dogs. I. Discriminatory behavior in problem box situations. Brit. J. Anim. Behav. **5**, 94—103.
Biedermann, W. (1930): Vergleichende Physiologie des Integuments der Wirbeltiere. Ergebn. Biol. **6**, 426—558.
Bretting, H. (1972): Die Bestimmung der Riechschwelle bei Igeln *(Erinaceus europaeus* L.) für einige Fettsäuren. Z. Säugetierkunde **37**, 286—311.
Buytendijk, F. J. J. (1921): L'odorat du chien. Archs. néerl. Physiol. **5**, 434—457.
Crocker, E. C.; Henderson, L. F. (1927): Analysis and classification of odors. Amer. Perfumer ess. Oil Rev. **22**, 325—356.
Davies, J .T.; Taylor, F. H. (1959): The role of adsorption and molecular morphology in olfaction: The calculation of olfactory thresholds. Biol. Bull. **117**, 222—238.
Ehrensvärd, G. (1942): Über die Primärvorgänge bei Chemozeptorenbeeinflussung. Acta physiol. scand. **3**, 1—151.
Gasser, H. S. (1956): Olfactory nerve fibers. J. gen. Physiol. **39**, 473—496.
Goldenberg, D. M. (1967): Geruchswahrnehmung und Schwellen von Duftgemischen beim Menschen. Hals-Nasen-Ohrenheilkunde. H. 19.
Hainer, R. M.; Emslie, A. G.; Jacobson, A. (1954): An information theory of olfaction. Ann. N. Y. Acad. Sci. **58**, 158—174.
Hansmann, J. (1929): Die Physiologie des Riechens in ihrer Bedeutung für die Nasenarbeit des Hundes. Ztg. Ver. dtsch. Schäferhunde **28**, 736—741.
— (1931): Unter welchen Gesichtspunkten erfolgt die praktische Verwendung des Polizeifährtenhundes? Z. Hundeforsch. **1**, 14—30.
Heitzenroeder, C. (1913): Über das Verhalten des Hundes gegen einige Riechstoffe. Z. Biol. **62**, 491—507.
Henning, H. (1924): Der Geruch. Leipzig: Barth. 2. Aufl.
Hofmann, F. B.; Kohlrausch, A. (1925): Bestimmung von Geruchsschwellen. Biochem. Z. **156**, 287—294.
Kafka, W. A. (1971): Molekül und Riechzelle. Umschau **71**, 464—468.
Keller, H. (1936): Zur Entwicklung und zum gegenwärtigen Stand der Tierpsychologie. Z. Tierzücht. ZüchtBiol. **36**, 1—12.
Komuro, K. (1922): Le minimum perceptible de l'odorat dans une enceinte absolument inodore. Archs. néerl. Physiol. **6**, 20 ff.
De Lorenzo, A. J. (1960): Electron microscopy of the olfactory and gustatory pathways. Ann. Otol. (St. Louis) **69**, 410—419.
MacRae, E. K. (1967): The fine structure of sensory receptor processes in the auricular epithelium of the planarian, *Dugesia tigrina*. Z. Zellforsch. mikrosk. Anat. **82**, 479—494.

MENZEL, R. u. R. (1928): Das Problem der Verwendung des Hundes als „Feinriecher". Dtsch. Polizeihund **28**, 387—395.
— (1928): Das „Mikrolfak" Hund und seine Leistungsfähigkeit. Ztg. Ver. dtsch. Schäferhunde **27**, 155—161.
— (1929): Die Bedeutung der Gesetze über Schwellenwert und Reizsummation bei der Spürarbeit des Hundes. J. Psychol. Neurol. **38**, 258—264.
— (1929): Beobachtungen über das Abstraktionsvermögen des Hundes. Arch. ges. Psychol. **71**, 339—350.
— (1932): Tierpsychologische Voraussetzungen für die Nasenarbeit des Hundes. Z. Hundeforsch. **2**, 17—28.
MORIMURA, S. (1934): Untersuchungen über den Geruchssinn. Tohoku J. exp. Med. **22**, 417 bis 448.
MOST, K. (1926): Neue Versuche betreffend Spürfähigkeit. Hund **18**, 601—605, Hund **20**, 676—678, Hund **22**, 741—744.
— (1928): Das Problem der Spurenreinheit auf der menschlichen Spur im Lichte der zumal mit der Fährtenbahn erzielten Versuchsergebnisse. Hund **2**, 31—35.
MOST, K.; BRÜCKNER, G. H. (1936): Über Voraussetzungen und den derzeitigen Stand der Nasenleistungen von Hunden. Z. Hundeforsch. N. F. **1**, 9—30.
MOULTON, D. G.; ASHTON, E. H.; EAYRS, J. T. (1960): Studies in olfactory acuity. IV. Relative detectability of n-aliphatic acids by the dog. Anim. Behav. **8**, 117—128.
MÜLLER, A. (1955): Quantitative Untersuchungen am Riechepithel des Hundes. Z. Zellforsch. mikrosk. Anat. **41**, 335—350.
MYZNIKOV, N. M. (1958): Cuvstviteljnosti obonjateljnogo analizatora sluzebnjich sobak i methody ee povysenija.-Zhurn. Vyss. Deiat. Pavlova **8**, 744—750.
— (1958): English version in Pavlov. J. Higher Nerv. Activity **8**, 691—696.
NEUHAUS, W. (1953): Über die Riechschärfe des Hundes für Fettsäuren. Z. vergl. Physiol. **35**, 527—532.
— (1954): Die Riechfähigkeit bei Mensch und Tier. Umschau **54**, 84—86.
— (1954): Die Riechschwellen des Hundes für Jonon und Äthylmercaptan und ihr Verhältnis zu anderen Riechschwellen bei Mensch und Hund. Z. Naturforsch. **9**, 560—567.
— (1955): Die Unterscheidung von Duftquantitäten bei Mensch und Hund nach Versuchen mit Buttersäure. Z. vergl. Physiol. **37**, 234—252.
— (1955): Die Riechschwelle von Mischdüften und die Spezifität der Riechrezeptoren beim Hund. Verhandl. dt. zool. Ges. Erlangen, 66—71.
— (1956): Die Riechschwelle von Duftgemischen beim Hund und ihr Verhältnis zu den Schwellen unvermischter Duftstoffe. Z. vergl. Physiol. **38**, 238—258.
— (1956): Die Unterscheidungsfähigkeit des Hundes für Duftgemische. Z. vergl. Physiol. **39**, 25—43.
— (1957): Wahrnehmungsschwelle und Erkennungsschwelle beim Riechen des Hundes im Vergleich zu den Riechwahrnehmungen des Menschen. Z. vergl. Physiol. **39**, 624—633.
— (1957): Unterschiede in der Riechschärfe bei Hunden. Z. vergl. Physiol. **40**, 65—72.
— (1957): Über das Verhältnis der Riechschärfe zur Zahl der Riechrezeptoren. Verhandl. dt. zool. Ges. Graz, 385—392.
— (1957): Ist der Eigengeruch des Menschen für den fährtenspürenden Hund maßgebend? SV - Ztg. **51**, 171—175.
— (1958): Die Veränderung der Riechschärfe des Hundes durch orale Duftstoffgaben. Z. vergl. Physiol. **41**, 221—241.
— (1965): Zur Frage der Osmotropotaxis, besonders bei der Honigbiene. Z. vergl. Physiol. **49**, 475—484.
NICCOLINI, P. (1954): Lo stimolo olfattorio e la sua recezione. Arch. ital. Sci. farmacol. **4**, 109—172.
PASSY, M. J. (1892): Note sur les minimums perceptibles de quelques odeurs. C. r. Soc. Biol. **4**, 84—88.
— (1892): Sur la perception des odeurs. C. r. Soc. Biol. **4**, 239—243.
— (1892): L'odeur dans la série des alcools. C. r. Soc. Biol. **4**, 447—449.
— (1892): L'odeur dans la série grasse. C. r. Soc. Biol. **4**, 479—481.
— (1892): Sur l'analyse d'une odeur complexe. C. r. Soc. Biol. **4**, 854.
PÄTAU, K. (1942): Eine neue $\varkappa^2$-Tafel. Z. Vererb.Lehre **80**, 558—564.
DE ROBERTIS, E. (1956): Electron microscope observations on the submicroscopic organization on the retinal rods. J. biophys. biochem. Cytol. **2**, 319—338.
ROMANES, G. J. (1887): Experiments on the sense of smell in dogs. Nature **36**, 273—274
ROTHMAN, S.; SMILJANIC, A. M.; SHAPIRO, A. L. (1945): Fungistatic action of hair fat on Microsporon audouini. Proc. Soc. Exp. Biol. Med. **60**, 394—395.
SACHS, L. (1969): Statistische Auswertungsmethoden. Springer-Verlag Heidelberg.

SCHMID, B. (1935): Über die Ermittlung des menschlichen und tierischen Individualgeruches durch den Hund. Z. vergl. Physiol. **22**, 524—538.
SCHMIDT, F. (1910): Verbrecherspur und Polizeihund. Praktische Versuche, Beobachtungen und Winke für Polizeihundmänner und Behörden. Augsburg: Selbstverlag des Vereins für deutsche Schäferhunde.
SEFFRIN, L. (1915): Über die kleinsten noch wahrnehmbaren Geruchsmengen einiger Riechstoffe beim Hund. Z. Biol. **65**, 493—512.
SEIFERT, K. (1970): Normale und Pathologische Anatomie (Die Ultrastruktur des Riechepithels beim Makrosmatiker). Georg Thieme Verlag Stuttgart H. **21.**
SEIFERT, K.; ULE, G. (1967): Die Ultrastruktur der Riechschleimhaut der Maus. Z. Zellforsch. mikrosk. Anat. **76**, 147—169.
SITTE, H. (1964): Volumen- und Flächenbestimmung nach Schnitt- und Abdruckbildern. In: Grundlagen und Methoden der Elektronenmikroskopie, Technische Akademie Eßlingen.
— (1967): Morphometrische Untersuchungen an Zellen. In: Quantitative Methoden in der Morphologie. — Springer-Verlag, Berlin.
SKRAMLIK, E. VON (1948): Über die zur minimalen Erregung des menschlichen Geruchs- bzw. Geschmackssinnes notwendigen Molekülmengen. Arch. ges. Physiol. **249**, 702—716.
TEICHMANN, H. (1959): Über die Leistung des Geruchssinnes beim Aal *(Anguilla anguilla).* Z. vergl. Physiol. **42**, 206—254.
WERSÄLL, J. (1956): Studies on the structure and innervation of the sensory epithelium of the cristae ampullares in the guinea pig. Acta Oto-Laryng. **126.**
ZWAARDEMAAKER, H. (1925): L'odorat. Paris: Doin.

Anschrift des Verfassers: Dr. LOTHAR RENWRANTZ, Zoologisches Institut und Museum der Universität, 2 Hamburg 13, Papendamm 3

BEKANNTMACHUNG

International Theriological Congress

The First International Theriological Congress will be held in Moscow (USSR) on June 6–12, 1974.

The Congress will cover the main problems in the following fields of modern theriology:

1. Phylogeny, systematics, zoogeography, palaeotheriology
2. Morphology
3. Ecology
4. Ethology
5. Damage caused by mammals and its control
6. Utilization and conservation of mammals

The Programme will include plenary meetings, sectional meetings and specialized symposia. The symposia may work simultaneously with the sections. The preparation and holding of the symposia is effected by their convenors in coordination with the Organizing Committee. Suggestions on the themes of the symposia can be forwarded to the Organizing Committee.

The official languages of the Congress are English, Russian and French. At some of the meetings simultaneous translation will not be provided.

Abstracts of the papers are to be published at the beginning of the Congress.

The registration fees are as follows:

Congress members — 40 roubles
Accompanying persons — 20 roubles

The participants of the Congress will be catered for by the All-Union Joint-Stock Company for Foreign Tourism INTOURIST which will reserve accommodations in one of the central-hotels. Accomodation should be reserved through any of the tourist firms representing INTOURIST which will simultaneously see to your obtaining the visa.

After the Congress is over, the participants can take a tour of the USSR. For them INTOURIST will provide tours of picturesque parts of the country. A special programme is being developed for those accompanying the participants of the Congress which will include visiting museums sightseeing in Moscow and its neighbourhood.

Scientists who wish to participate in the Congress are to forward to the Organizing Committee the following information:
1. Surname, first name, mister or mistress
2. Address
3. Country
4. Surname, first name of the accompanying persons affinity age (for children)
5. The topic of your paper if you wish to contribute it

This information is to be sent till March 1, 1973 typed on one face of a sheet of 18 cm (vertically) × 10 cm (horizontally) so that it might be stuck on a card.

All the subsequent information (circulars) will be sent to the address of the scientists who wish to participate in the Congress.

Organizing Committee: Institute of Evolutionary Animal Morphology and Ecology, USSR Acad. Sci., 33 Leninsky Prospect, 117071 Moscow, USSR

Mammals

C 22209 F

ZEITSCHRIFT FÜR SÄUGETIERKUNDE

ORGAN DER DEUTSCHEN GESELLSCHAFT FÜR SÄUGETIERKUNDE

38. BAND · HEFT 2

Mai 1973



VERLAG PAUL PAREY · HAMBURG UND BERLIN

Inhalt

This journal is covered by Biosciences Information Service of Biological Abstracts

Dieses Heft enthält zwei Beilagen des Verlages Paul Parey

Die „Zeitschrift für Säugetierkunde" veröffentlicht Originalarbeiten aus dem Gesamtgebiet der Säugetierkunde, ferner Einzel- und Sammelreferate, Besprechungen der wichtigsten internationalen Literatur, kleine Mitteilungen und die Bekanntmachungen der „Deutschen Gesellschaft für Säugetierkunde", deren alleiniges Organ sie gleichzeitig ist. Die Veröffentlichungen erfolgen in deutscher, englischer oder französischer Originalfassung mit Zusammenfassung in mindestens zwei Sprachen.

Herausgeberschaft und Schriftleitung: Manuskriptsendungen sind zu richten an die Schriftleitung, z. Hd. Herrn Prof. Dr. Manfred Röhrs, Institut für Zoologie der Tierärztlichen Hochschule, 3000 Hannover, Bischofsholer Damm 15. Korrekturfahnen bitten wir z. Hd. Herrn Prof. Dr. Harald Schliemann, Zoologisches Institut und Zoologisches Museum der Universität, 2000 Hamburg 13, Papendamm 3, zurückzusenden.

Manuskripte: Es wird gebeten, die Manuskripte möglichst mit Schreibmaschine und nur einseitig zu beschreiben. Photographische Abbildungsvorlagen müssen so beschaffen sein, daß sie eine kontrastreiche Wiedergabe ermöglichen. Von der Beigabe umfangreicher Tabellen soll abgesehen werden. Alle dem Manuskript beiliegenden Unterlagen, wie Photographien, Zeichnungen, Tabellen sollen auf der Rückseite mit dem Namen des Verfassers und dem Titel des Beitrages versehen sein. Bei Abbildungen aus bereits erfolgten Veröffentlichungen ist eine genaue Quellenangabe erforderlich. Jeder Originalarbeit ist eine Zusammenfassung der wichtigsten Ergebnisse von wenigen Zeilen in deutscher und englischer Sprache sowie eine englische Übersetzung des Titels anzufügen. Mit der Annahme des Manuskriptes erwirbt der Verlag das ausschließliche Verlagsrecht, und zwar auch für etwaige spätere Vervielfältigungen durch Nachdruck oder durch andere Verfahren wie Photokopie, Mikrokopie, Xerographie, Speicherung in Datenverarbeitungsanlagen u. a. Der Verlag ist berechtigt, das Vervielfältigungsrecht an Dritte zu vergeben und die Lizenzgebühren im Namen des Verfassers geltend zu machen und nach Maßgabe des zwischen der Inkassostelle für urheberrechtliche Vervielfältigungsgebühren und dem Bundesverband der Deutschen Industrie abgeschlossenen Gesamtvertrages vom 15. 7. 1970 zu behandeln.

Sonderdrucke: An Stelle einer Unkostenvergütung erhalten die Verfasser von Originalbeiträgen und Sammelreferaten 50 unberechnete Sonderdrucke. Mehrbedarf steht gegen Berechnung zur Verfügung, jedoch muß die Bestellung spätestens mit der Rücksendung der Korrekturfahnen erfolgen.

Erscheinungsweise und Bezugspreis: Die Zeitschrift erscheint alle 2 Monate; 6 Hefte bilden einen Band; jedes Heft umfaßt 4 Druckbogen. Der Abonnementspreis beträgt je Band 115,— DM zuzügl. amtl. Postgebühren. Das Abonnement verpflichtet zur Abnahme eines ganzen Bandes. Es verlängert sich stillschweigend, wenn nicht unmittelbar nach Erhalt des letzten Heftes eines Bandes Abbestellung erfolgt. Einzelbezugspreis der Hefte: 21,— DM. Die Preise verstehen sich im Inland einschließlich Mehrwertsteuer. Die Zeitschrift kann bei jeder Buchhandlung oder beim Verlag Paul Parey, Hamburg 1, Spitalerstraße 12, bestellt werden.
Die Mitglieder der „Deutschen Gesellschaft für Säugetierkunde" erhalten die Zeitschrift unberechnet im Rahmen des Mitgliedsbeitrages.

Z. Säugetierkunde 38 (1973), H. 2, S. 65—128

Zum Sozialverhalten der Kurzohrigen Elefantenspitzmaus, *Macroscelides proboscideus*

Von E. G. Franz Sauer

Zoologisches Forschungsinstitut und Museum Alexander Koenig und Universität Bonn

Eingang des Ms. 12. 10. 1972

Einleitung

Hinter meiner Frage nach dem System des Sozialverhaltens der Kurzohrigen Elefantenspitzmaus stehen biologische, ökologische und phylogenetische Interessen. Voraussetzung für letztere ist die Kenntnis der Stellung der Elefantenspitzmäuse oder Rüsselspringer (Macroscelididae Bonaparte, 1838) im natürlichen Verwandtschaftssystem der Säugetiere. Ihre Einordnung ist eine Geschichte von Irrtümern und unterschiedlichen Auffassungen (siehe auch Sauer und Sauer 1971).

Haeckel (1866) wertete das Vorhandensein eines Blinddarmes bei Macroscelididae und Tupaiidae als Familienmerkmal der Menotyphla. Shortridge (1934) gebrauchte diesen Begriff als Ordnung mit den ‚Macroscelidae' im Rang einer Familie. Heute ist das Wort Menotyphla als systematischer Begriff fragwürdig geworden.

Fitzinger (1867) stellte die Elefantenspitzmäuse entgegen der zu seiner Zeit verbreiteten Auffassung aus der Gruppe der Spitzmäuse (‚Sorices') heraus und nannte sie die natürliche Familie der Rohrrüßler (‚Macroscelides'). Flower (1870, 83) vertrat die These, daß Schädelmerkmale auf eine Verwandtschaft zwischen Elefantenspitzmäusen, Spitzhörnchen und Lemuren hinweisen. Carlsson (1909, 22) und Saban (1954, 56/57) betrachteten dagegen die Macroscelididae als Verwandtschaftsgruppe der Erinaceidae, und Frechkop (1931) vermutete irrtümlich eine Affinität zu den Ungulaten. Nach Winge (1941) stammen die Macroscelididae gemeinsam mit den Tupaiidae von primitiven Insektivoren ab. Evans (1942) unterstrich die verwandtschaftlichen Beziehungen dieser beiden Familien und forderte, daß bei einer Einbeziehung der Tupaiidae in die Ordnung der Primaten auch die Macroscelididae darin aufzunehmen seien. Nach Roux (1947) sind sich die Chondrocrania von *Elephantulus* und *Tupaia* außerordentlich ähnlich.

Auf der Basis von Schädelmerkmalen schlug Butler (1956) eine neue Klassifikation insektivorer Säugetiere vor. Danach bilden die Macroscelididae mit den Tupaiidae, Lemuroidea und Dermoptera eine natürliche Verwandtschaftsgruppe, die er im Sinne von Gregory (1910) zur Über-Ordnung Archonta erhebt. Ihre Wurzel sieht er in der Nähe der Erinaceomorpha, von denen sich andererseits die Soricomorpha (Tenrecoidea, Soricoidea und Chrysochloroidea) als eine spezialisierte Gruppe absonderten. Butler unterstreicht erneut die Verwandtschaft der Elefantenspitzmäuse mit den Spitzhörnchen und damit mit den Primaten und sieht in ihrer Ähnlichkeit mit den Erinaceidae das Resultat einer parallelen Evolution. Innerhalb der Archonta führt er die Elefantenspitzmäuse als Ordnung Macroscelidea neben den Dermoptera und Primates (einschließlich der Tupaiidae) auf. Damit hat Butler eine Vorstellung der phylogenetischen Aufspaltung des Insektivoren-Primaten-Komplexes entwickelt, die er chronologisch in die Kreidezeit legt. Seiner Auffassung folgen Patterson (1965) und Thenius (1969). Dagegen gibt Van Valen (1967) den Macroscelidea den

Z. Säugetierkunde 38 (1973) 65—97

Rang einer Unterordnung in der Ordnung Insectivora, womit er einschneidende Umstellungen vermeidet, ohne die stammesgeschichtlichen Vorstellungen zu verändern.

Befunde vergleichend-anatomischer Untersuchungen veranlaßten STEPHAN (1958) zur Darstellung einer Stufenleiter der Cephalisationsgrade insektivorer Säugetiere, die in ansteigender Folge von *Tenrec, Erinaceus, Sorex, Potamogale, Talpa, Chlorotalpa, Rhynchocyon* und *Elephantulus* zu *Tupaia* führt. Nach seinen Berechnungen ist das Gehirn der Macroscelididae, auf gleiche Körpergröße bezogen, dreimal größer als das der Tenrecs und 2½mal größer als das der Igel. Damit stehen die Elefantenspitzmäuse im „Übergangsfeld" zu den Primaten (THENIUS 1969). MARTIN (1968) kommt dagegen auf Grund ethologischer Untersuchungen zu dem Schluß, daß die Spitzhörnchen und Elefantenspitzmäuse sich von der Hauptlinie der Evolution der Plazentalier vor der Abzweigung der Liptotyphea und Primates abspalteten.

Schließlich sei bemerkt, daß CORBET und HANKS (1968) mit einem gewissen Erfolg Ordnung in das systematische Durcheinander der Arten und Unterarten der Elefantenspitzmäuse brachten und eine Grundlage für die weiteren Bearbeitungen der Familie schufen. Aber noch sind nicht alle systematischen Fragen gelöst.

Unter Würdigung der morphologischen, anatomischen und physiologischen Besonderheiten der Elefantenspitzmäuse, nach denen man sie je nach Auffassung als eindeutig begrenzte Ordnung oder Unterordnung kennzeichnen kann, hat sich die Vorstellung ihrer verwandtschaftlichen Beziehung zu den Tupaiidae und damit zu den Primates gefestigt. Neben allen Reizen eines rein biologischen Interesses an diesen terrestrischen „rikoschettierenden" Formen, um BUTLER's bildhafte Charakterisierung zu gebrauchen, gewinnt die Erforschung ihres Sozialverhaltens eine Bedeutung im Rahmen der Frage nach den stammesgeschichtlichen Grundlagen der Sozialsysteme der Primaten.

Über das Verhalten von Elefantenspitzmäusen ist nur wenig bekannt; die Literaturangaben beruhen im wesentlichen auf vereinzelten Gelegenheitsbeobachtungen. Darstellungen artspezifischer Aktionssysteme und Artvergleiche liegen nicht vor. Der Bericht von RANKIN (1965) über *Nasilio b. brachyrhynchos* ist ein Ansatz zu einer gründlichen Verhaltensuntersuchung der Art. Ein Verständnis der Verhaltensorganisation der Elefantenspitzmäuse kann auch aus der Untersuchung von TRIPP (1971, 1972) über ihre Fortpflanzungsphysiologie abgeleitet werden.

Wir verfolgen im Zusammenhang mit anderen zoologischen Studien in der Namib eine Darstellung der Biologie von *Macroscelides proboscideus.* Wenn in den nachstehenden Ausführungen die Lebensweise dieser Kurzohrigen Elefantenspitzmaus als typisch solitär beschrieben wird, ist das nicht gleichbedeutend mit einer schlechthin „primitiven" Sozialorganisation. Der Grad ihrer Primitivität ist an der Struktur der Sozialsysteme verwandter Arten zu messen, und im übrigen ist das Sozialverhalten von *M. proboscideus* unter einem langen und harten Selektionsprozeß ausdifferenziert und den Lebensbedingungen im ariden Biotop angepaßt. Die Umweltfaktoren, die das Verhalten dieser Tiere beeinflussen und modifizieren sind erst ungenügend bekannt und können nur durch langfristige ökologische und physiologische Untersuchungen in ihren Wirkungen verstanden werden.

Material und Methode

Unsere feldbiologischen Studien an Kurzohrigen Elefantenspitzmäusen führten wir in der Namibwüste Südwestafrikas im Dezember 1969, Juli und August 1970 (SAUER und SAUER 1971) und vom Dezember 1971 bis März 1972 durch (SAUER 1972). Bei unseren Tieren handelte es sich um die gegenwärtig als *M. p. melanotis* gekennzeichnete Unterart; eine Erörterung der rassenspezifischen Unterteilung der Art und ihre Unsicherheiten siehe bei SAUER und SAUER (1971).

Gelegentliche Beobachtungen an Tieren der Gattung *Elephantulus* machten wir auf früheren Forschungsreisen in Südwestafrika in den Jahren 1957, 1958 und 1964. Ergänzend zu den Feldbeobachtungen haben wir *Elephantulus intufi* und *Macroscelides proboscideus* im Laboratorium gehalten; Hinweise darauf sind als Käfigbeobachtungen gekennzeichnet.

Dieser Beitrag beruht auf Ergebnissen der jüngsten Forschungsreise, während der ich im Namib-Wildschutzgebiet die Struktur und Nutzung von 69 Wohnarealen von *M. proboscideus* untersuchte, 45 der Tiere eingehend beobachtete und das innerartliche wie zwischenartliche Verhalten einer Anzahl individuell bekannter Tiere täglich und nächtlich in langen Beobachtungssequenzen registrierte. Zur Durchführung der Untersuchungen waren ein geländegängiger Land-Rover, ein Fernglas (10×40), eine Kopflaterne (für Beobachtungen in mondlosen Nächten), Kameras, Tonbandgerät, Thermo-Element und Feuchtemesser meine wichtigsten Geräte. Die Untersuchungen erbrachten auch weitere Nachweise zur Verbreitung der Art in der Namib.

Die Biotope der Kurzohrigen Elefantenspitzmaus im Untersuchungsgebiet, einige Verhaltensweisen dieser überwiegend nachts aktiven Tiere, sowie deren Setzdistanz und Mutterfamilie wurden bereits beschrieben (Sauer und Sauer 1971; Sauer 1972). Den geomorphologisch verschiedenartigen Biotopen ist gemeinsam der aride Ökotyp, der als ein strenger Selektionsfaktor das Individual- und Sozialverhalten dieser Tiere beeinflußt.

Ich betrachte die vorliegende Arbeit als ein fragmentarisches Ergebnis eines ersten Versuches, unter schwierigen Bedingungen einen Einblick in das bisher weitgehend unbekannte Leben wilder Kurzohriger Elefantenspitzmäuse zu erhalten. Die Befunde gelten für die Tiere im Beobachtungsgebiet und können angesichts der spezifischen ökologischen Situation nicht ohne Prüfung auf die übrigen Populationsgruppen der Art in anderen Biotopen übertragen werden.

Das Wohnsystem und Sozialverhalten

1. Gliederung und Nutzung des Lebensraumes

In der Namib ist die Verbreitung der Kurzohrigen Elefantenspitzmaus vielerorts disjunkt. Die wesentlichen Gründe dafür sind die oft extrem ariden Lebensbedingungen mit anhaltender Futterknappheit, die zu Reduktionen der Populationen durch Tod und Abwanderung führt, und die diskontinuierliche Verteilung adäquater Unterschlupfe, von denen die Tiere angesichts der am Tage oft extrem hohen Hitzegrade und der im Tag-Nacht-Zyklus beträchtlichen Temperaturschwankungen für ihre Thermoregulation sowie zum Schutz vor Feinden abhängig sind. Zum generellen Verständnis der folgenden Beschreibungen ist festzuhalten, daß die Kurzohrigen Elefantenspitzmäuse weitgehend solitär leben und sich nur kurzfristig vergesellschaften, das adulte ♂ und ♀ zur Balz, die Mutter mit den Jungen zur Zeit ihrer infantilen Abhängigkeit, und die Jungen eines Wurfes zur Geschwistergemeinschaft.

Den Lebensraum einer Population bezeichne ich als *Wohnbezirk*. Darin leben benachbarte Tiere sehr verträglich. Je nach den vorherrschenden ökologischen Bedingungen (Trocken- und Regenzeit) variieren die Wohnbezirke nach Größe und Siedlungsdichte. Mitunter werden sie von kleinen oder kleinsten Populationen bevölkert, die in anhaltenden Trockenzeiten lange voneinander isoliert sein können. Das beeinflußt das Verhalten der Tiere und fördert genetische Variabilität (z. B. Farbvarianten).

Der Wohnbezirk ist in unverteidigte *Wohnareale* individueller Tiere aufgeteilt, die sich überschneiden können. Es ist unbekannt, ob die Tiere unter starkem Populationsdruck territorial werden. Unter ungünstigen Lebensbedingungen können Wohnareale leer stehen, bis sie nach Regenfällen bei erneut günstigen Futterlagen von Rückwanderern aus Überdauerungsgebieten wieder aufgesucht oder von Einwanderern, inbesondere jungen Tieren, besiedelt werden.

In der Namib ist das Wohnareal (Abb. 1) oft über 1 km² groß. Es setzt sich aus meistens mehreren *Wohnquartieren* mit einer Anzahl von *Unterschlupfen* (Abb. 2) und aus den umliegenden oder abseits gelegenen *Jagdgebieten* zusammen. Die Unter-

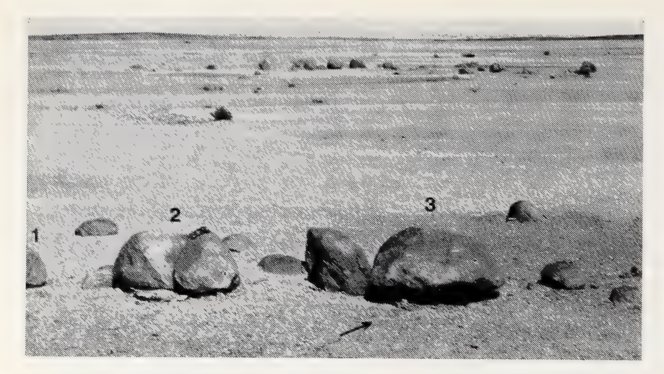


Abb. 1. Teilansicht eines Wohnareales von *Macroscelides proboscideus* auf dem Granit-Pediment in der Namib, Südwestafrika. Nordquartier (NQ) von S♂; im Vordergrund Unterschlupfe (1—3) unter Granitblöcken. S♂ ruht überwiegend im Schatten des Unterschlupfes 3 am Ende des durch einen Pfeil markierten Wechsels. Am W-Horizont sich auflösende Schwaden eines nächtlichen Nebeleinbruchs (Alle Aufn. u. graph. Darst. v. Verf.)

schlupfe werden unter Granit- oder Kalkgestein, mitunter in Erdlöchern unter Büschen, sowie in verlassenen Bauten von Gerbilliden und Surikaten angelegt (Abb. 3). Im nicht zu festen Untergrund können Kurzohrige Elefantenspitzmäuse ihre Unterschlupfe mit erstaunlicher Behendigkeit und Schnelle selbst graben. Je nach den lokalen Gegebenheiten hat ein Unterschlupf einen bis mehrere Eingänge, und seine Tiefe kann von wenigen Zentimetern bis zu mehreren Metern variieren. Die verschiedenen Unterschlupfe in einem oder mehreren Wohnquartieren werden von ihrem Bewohner abwechselnd bezogen, mitunter auch nur inspiziert. Zum Umzug wird die Kurzohrige Elefantenspitzmaus bei Störungen durch Feinde, durch ihre soziale Kontaktsuche in der Fortpflanzungsphase, je nach Ortslage auch durch veränderte Wetterbedingungen (vor allem hohe Temperaturen und starken Wind) und durch andere Gründe bewogen; Beispiele siehe Abbildungen 4 und 5.

Je nach der Art des Substrates bilden sich durch den sehr ortssteten Lauf der Tiere

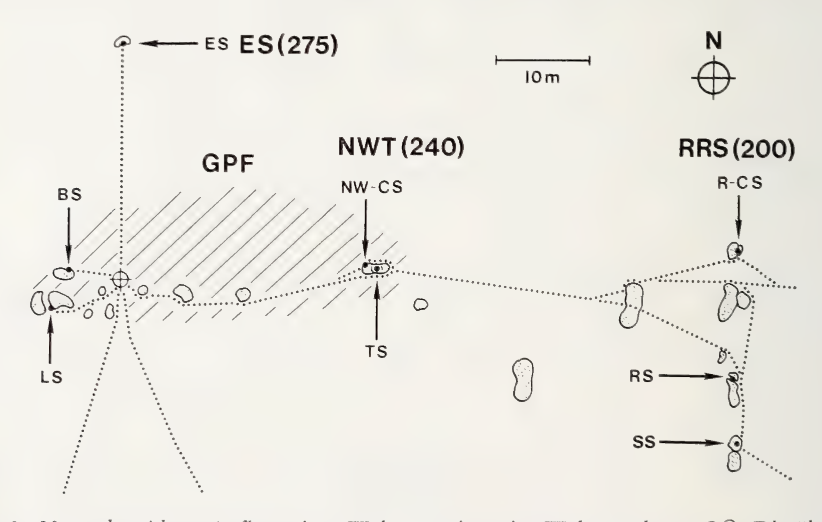


Abb. 2. M. proboscideus. Aufbau eines Wohnquartieres im Wohnareal von S♀. Die über die Oberfläche des Granit-Pediments herausragenden Granitbänke und -blöcke sind gepunktet; unter einigen sind die durch Pfeile angezeigten Unterschlupfe ES bis SS gelegen. Die Punktlinien entsprechen den häufig belaufenen Strecken und Wechseln. Die fett gedruckten Hinweise sind mit den Angaben in Abb. 9 zu vergleichen; alle Zahlenangaben in Metern. Die schraffierte Fläche ist das Jagdgebiet GPF mit dem Fadenkreuz als Meßpunkt 265 m vom Geburtsunterschlupf der Zwillinge s♂ und t♀ (Abb. 9).



Abb. 3. M. proboscideus. Tiere in den Eingängen ihrer Unterschlupfe. Links: unter exfoliierendem Granit (B ♂) — Rechts: in einem verlassenen Gerbilliden-Bau (S ♂)

ausgeprägte *Wechsel* zwischen den Unterschlupfen und Wohnquartieren; man findet sie auch als schnelle Verbindungsstrecken zwischen den Wohnquartieren und den Jagdgebieten (SAUER und SAUER 1971). Die Wechsel sind mitunter Hunderte von Metern lang, und besonders auf dem mit Grus bedeckten Granit-Pediment hebt sich deutlich ihr typisches Feldermuster ab (Abb. 6), das unter den Einflüssen verschiedener Verhaltensweisen zustande kommt (SAUER und SAUER 1971).

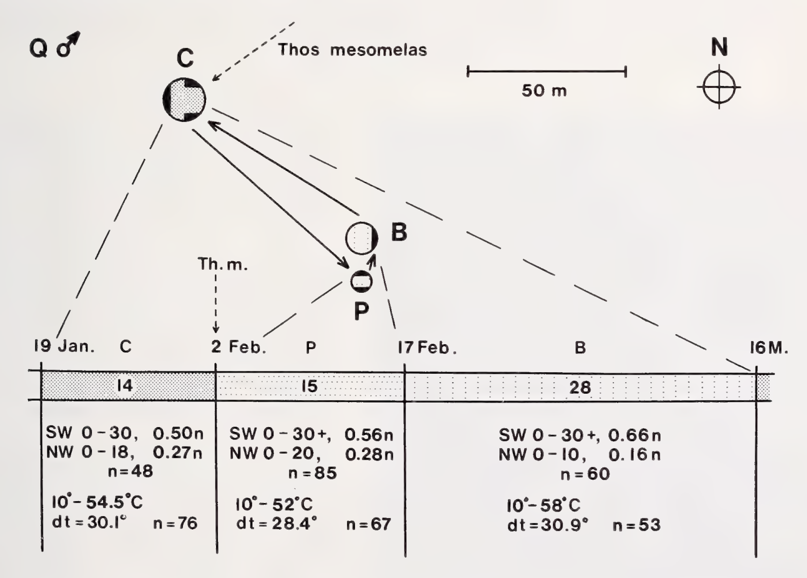


Abb. 4. M. proboscideus. Sequenz der Verlagerung der Tagesruhe von Q ♂ innerhalb seines bevorzugten Wohnquartieres vom Unterschlupf C nach P und B und zurück nach C, 19. Jan. bis 16. März 1972. Die Lage der Eingänge zu den Unterschlupfen ist schwarz gekennzeichnet. Der erste Wechsel am 2. Febr. erfolgte auf eine Belästigung durch einen Schabrackenschakal. Für den Aufenthalt in B war wahrscheinlich die Wetterlage verantwortlich zu machen Sie war durch eine Zunahme starker SW-Winde, einen Temperaturanstieg am Tage und größer werdende Temperaturschwankungen gekennzeichnet. Angegeben sind die Minimum- und Maximum-Werte der vorherrschenden Winde in m/sec, die Anzahl der Messungen (n), die tiefsten Nacht- und höchsten Tagestemperaturen sowie die Mittelwerte aller Temperaturmessungen (n) in den entsprechenden Zeitintervallen

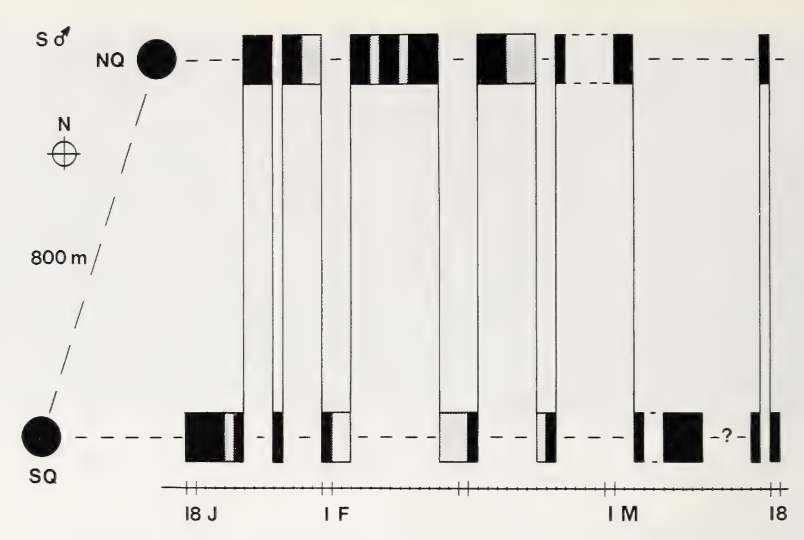


Abb. 5. M. proboscideus. Sequenz der Verlegung der Tagesruhe von S♂ zwischen den 800 m entfernten Wohnquartieren SQ und NQ (s. Abb. 1 u. 7), 18. Jan. — 18. März 1972. Eingezeichnet sind die Tage direkter (schwarz) und indirekter Beobachtung (gepunktet) sowie des unsicheren Nachweises (gestrichelt) und der temporären Abwesenheit (?) von S♂. Die indirekten Beobachtungen basierten auf einem Wegräumen aufgestellter Hindernisse durch S♂ und seinen hinterlassenen Spuren. Der erste Wechsel von SQ nach NQ war durch die Belästigung durch eine Sandschlange *(Psammophis leightoni)* bedingt. Die übrigen Wechsel waren das Resultat einer unsteten Partnersuche des sexuell motivierten S♂, dessen Balzanträge in der Nähe von SQ wiederholt von dem trächtigen und später ihre Jungen versorgenden S♀ abgewiesen wurden

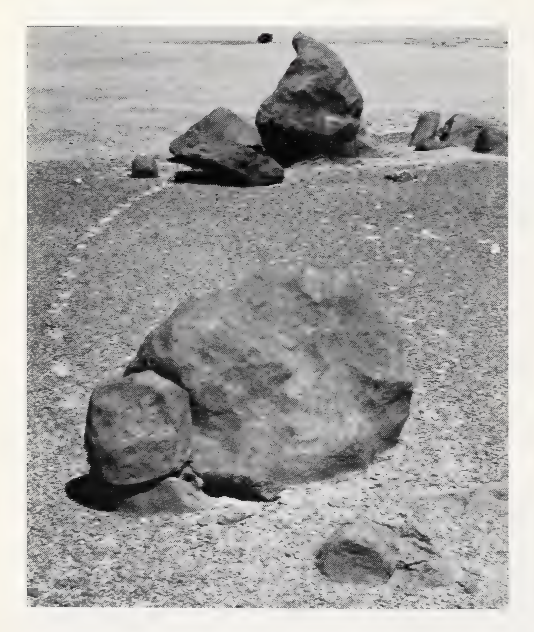


Abb. 6. M. proboscideus. Wechsel zwischen zwei Unterschlupfen unter Granitblöcken, links stark und rechts wenig sowie doppelspurig belaufen (Wohnareal MCR)

Die Nutzung eines Gebietes als Wohnareal hängt mehr von dem Vorhandensein geeigneter Unterschlupfe als von einem lokalen Nahrungsangebot ab. Bei Laufgeschwindigkeiten um 20 km/h traversieren diese flinken Insektenjäger in der offenen Namib schnell weite Strecken auf den öden Wohnflächen. Sie können in wenigen Minuten von einem Wohnquartier im sterilen Kalkgestein, Granit, Grus oder Sand zu einem der übrigen, abwechselnd genutzten und zur augenblicklichen Nahrungsquelle günstiger liegenden Wohnquartieren wechseln. Diesem Verhalten, das überwiegend an die Phase der nächtlichen Aktivität gebunden ist, liegt eine beachtliche Orientierungsleistung zugrunde. Neben tierischer Nahrung nehmen die Kurzohrigen Elefantenspitzmäuse auch pflanzliche Kost auf.

Die *Wohndistanz* benachbarter Tiere ist die Entfernung zwischen ihren mo-

mentan benutzten Wohnquartieren. Sie kann sich von einem zum anderen Tag oder in gewissen Intervallen ändern und mitunter auch langfristig konstant bleiben. Aus den fluktuierenden Wohndistanzen läßt sich unter Bezugnahme auf die bevorzugten Wohnquartiere zweier Nachbarn deren *mittlere Sozialdistanz* errechnen. Im Untersuchungsgebiet variierten die Wohndistanzen je nach der Anzahl und Verteilung passender Wohnquartiere in Abhängigkeit vom Nahrungsangebot und der Fortpflanzungstätigkeit der Tiere von ausnahmsweise wenigen Metern über Distanzen von einigen hundert Metern, ein und zwei Kilometern, und im Extrem bis zu mehreren Kilometern. Im günstigen Falle lagen die Wohndistanzen zwischen 200 und 800 m; im Wohnbezirk GP 70 war der Modus 300 m (S. 75).

Unterschlupfe und Wechsel benachbarter Tiere wurden verschiedentlich auch abwechselnd von diesen benützt, vorausgesetzt daß die Nachbarn annehmbare Ausweichsmöglichkeiten für ihre Tagesruhe und Tagesaktivitäten unter Wahrung einer zufriedenstellenden Sozialdistanz mit Sichtschutz voneinander hatten.

Die Grenzen der Wohnareale und Wohnbezirke waren im allgemeinen nur in den Randzonen des Biotopes durch Bodenkonturen festgelegt; sonst waren sie offen, flexibel und nur durch die Gewohnheiten der ortskundigen Bewohner fixiert. Bei Bedarf, so in Notzeiten, konnten die Tiere aus den Wohnarealen abwandern.

2. Dispersion

Für eine Beurteilung des Verhaltenssystems der solitär lebenden Kurzohrigen Elefantenspitzmaus schafft die Kenntnis des Dispersionsmusters der Tiere einer Population eine ausgezeichnete Grundlage. Insbesondere gewinnt man mit dieser Methode ein gutes Verständnis der Sozialorganisation, die neben ihrer stammesgeschichtlichen Norm eine deutliche Ausrichtung als eine Lebensform zur Meisterung der adversen Lebensbedingungen im ariden Biotop zeigt. Erleichtert wird dieses Vorgehen durch die weitgehende Gebundenheit von *M. proboscideus* an lokalisierte Unterschlupfe, die von Tieren sukzessiver Generationen übernommen werden. Damit werden langfristige Vergleichsbeobachtungen ermöglicht.

a. Allgemeines

Unter Dispersion versteht man nach Wynne-Edwards (1962) den Zustand der räumlichen Verteilung der Tiere (Individuen oder Gruppen) einer Population in ihrem Lebensraum und den Vorgang, der zu dieser Verteilung führt. Wegen der zeitlichen Begrenzung unserer Untersuchungen kann das Dispersionsmuster der Kurzohrigen Elefantenspitzmaus in der Namib zunächst nur angedeutet werden. Als Beispiel beschreibe ich die Verteilung der Tiere des *Wohnbezirkes GP 70* (Abb. 7). Der Dispersionszustand gilt für die Tiere, die in der Zeit vom 4. Januar bis 18. März 1972 die stationäre, adulte Stammpopulation darstellten. Davon wanderte nur ein einziges, sehr isoliert lebendes Tier ab (Wohnquartier OS). Ein zweites Tier (Wohnquartier BB) fiel einem Schabrackenschakal *(Canis mesomelas)* zum Opfer.

Die Verteilung der Tiere ist an Hand ihrer primären, d. h. bevorzugten Wohnquartiere dargestellt (vgl. S. 68). Nur für S ♂, der regelmäßig zwei Wohnquartiere im Abstand von 800 m frequentierte (Abb. 5), sind beide Wohnplätze (Südquartier SQ und Nordquartier NQ) eingetragen. Für ergänzende Bemerkungen zeichnete ich in der Skizze auch die Wohnquartiere der in dieser Zeit geborenen drei immaturen Tiere und die primären Wohnquartiere der leerstehenden Wohnareale ein. Bei letzteren handelte es sich um ungenutzte individuelle Wohnareale, die auf Grund der Reduktion der Population leer standen. Sie wurden von den ansässigen Tieren nicht als Ausweichsquartiere benützt. So waren z. B. die Wohnareale, die durch P und Q gekenn-

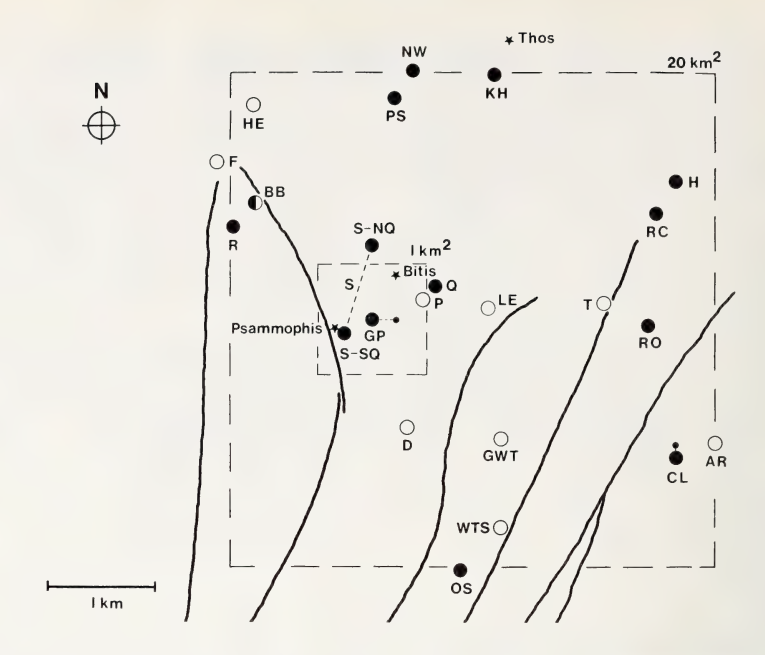


Abb. 7. M. proboscideus. Wohnbezirk GP 70 mit den bevorzugten Wohnquartieren in den belegten (●), unbelegten (○) und durch Verlust frei gewordenen (◐) Wohnarealen sowie die Quartiere der neugeborenen Tiere (●) und die Wohnplätze der Raubfeinde (*). Die dicken Linien kennzeichnen die großen flachen Talungen mit ihrem nach S und SW gerichteten schwachen Gefälle

zeichnet sind (Abb. 7), im Jahre 1970 von je einem ♀ bewohnt; 1972 war P vakant und Q von Q ♂ belegt, der trotz der Nähe des ausgezeichneten Wohnquartieres P dieses nie bezog.

Die Wohnquartiere der Kurzohrigen Elefantenspitzmäuse sind in der Namib generell von jeweils einem einzelnen Tier belegt. Davon ausgenommen sind folgende Situationen: Erstens, ein Wohnquartier kann gleichzeitig von zwei Tieren unter Wahrung einer Sozialdistanz bewohnt werden, besonders wenn in einem Gebiet eine Wohnungsnot vorherrscht oder wenn die Tiere durch Verwandtschaft und Ortstreue an einen Platz gebunden sind. Im angeführten Wohnbezirk GP 70 war dieser Fall nicht zutreffend (Beispiel siehe Sauer 1972, Abb. 1). Zweitens, in der Balzphase kann ein Wohnquartier und oft auch ein einzelner Unterschlupf kurzfristig von ♂ und ♀ gemeinsam bewohnt werden (z. B. S ♂ und S ♀ in GP, Abb. 2). Drittens, Zwillinge werden im gleichen Unterschlupf geboren; sie bewohnen in der Phase ihrer Abhängigkeit von der Mutter das gleiche Wohnquartier, zuerst gemeinsam in einem Unterschlupf, dann zeitweilig auf Zwillingsdistanz in verschiedenen Unterschlupfen (z. B. s ♂ und t ♀ in TS zur Zeit ihrer Versorgung durch S ♀; Abb. 9).

Die Lage der in der Zeichnung (Abb. 7) angeführten Wohnquartiere sagt nichts über die Größe der einzelnen Wohnareale oder die Lage der nächtlichen Jagdgebiete der jeweiligen Bewohner aus. Je nach Terrain, Wohn- und Futterlagen nehmen die Wohnareale die verschiedensten Formen an.

Die Grundlage unserer feldbiologischen Untersuchungen war zunächst die Beobachtung ungestörter wildlebender Tiere. Es wurde deshalb nur das Geschlecht jener Tiere bestimmt, die für langfristige Beobachtungen eingestuft waren; auf einen Fang und eine Markierung aller Tiere wurde zugunsten der Klärung anderer Fragestellungen verzichtet. Bei intensiver Beobachtung aus der Nähe war die Geschlechtszugehörig-

keit der Tiere auch ohne Fang mit guter Sicherheit anzusprechen, wobei die morphologischen Unterschiede durch differenzierte Verhaltensindikationen ihre Bestätigung fanden. Das Verhältnis ♂♂:♀♀ im Wohnbezirk GP 70 befand sich danach nahezu im Gleichgewicht.

Der Forderung nach einer idealerweise ‚geschlossenen' Population zur Charakterisierung des Dispersionszustandes war soweit Rechnung getragen, als in der angeführten Zeitspanne keine adulten Tiere zuwanderten und nur das isoliert lebende Tier aus OS abwanderte. S♀ (GP) verlagerte ihr Wohnquartier, als ihr Sohn s♂ bereits selbständig war, aber sie bei jeder Gelegenheit noch immer ungestüm um Futter anbettelte. Somit war die Wohnsituation der adulten Stammpopulation weitgehend stationär, d. h., der Dispersionszustand war stabil.

b. Ökologische Isolation des Wohnbezirkes GP 70

Östlich des Wohnbezirkes GP 70 war das mit Sand und Grus in dünner Auflage bedeckte flache bis leicht wellige Granit-Pediment ab Entfernungen um 1800 m von den nächsten Tieren des benachbarten Wohnbezirkes besiedelt. In Jahren starker Propagation kann mit einer Fusionierung dieser beiden Populationen gerechnet werden. In der Beobachtungszeit wurde keine Kontaktnahme festgestellt, was durch die Trockenheit und Nahrungsarmut des Gebietes und die fehlende Propagation der Tiere bedingt war.

Die vom Wohnbezirk GP 70 aus leicht abfallende Ebene in südlichen Richtungen war extrem trocken und nahrungsarm. In einer Zeit idealen Nahrungsangebotes und optimaler Fortpflanzung dürfte sie als wichtiges Einwanderungsgebiet für die junge Generation von GP 70 dienen. Während der angegebenen Zeit lebten die nächsten Tiere des südwärts folgenden Wohnbezirkes 7 km und mehr von der GP 70 Population entfernt. Die wenigen dazwischen liegenden Wohnareale standen leer.

Ebenso trocken, nahrungsarm und unbewohnt war das sich nach W und NW anschließende Gebiet. In günstigen Jahren findet die Kurzohrige Elefantenspitzmaus auch hier weitere Wohnlagen. In diesen Richtungen lebten die Tiere des nächsten Wohnbezirkes jenseits eines stark erodierten Terrains 4 km und mehr (Luftlinie!) von der GP 70 Population entfernt.

Nach N und NE hatten die Tiere wegen des sehr erodierten und zunehmend zerklüfteten Geländes bei einem äußerst mangelhaften Nahrungsangebot nur eine begrenzte Ausbreitungsmöglichkeit und keinen Kontakt mit einer anderen Population. Unter den vorherrschenden ökologischen Bedingungen war die Population des Wohnbezirkes GP 70 weitgehend isoliert, wobei die geringe Populationsdichte die Inselstruktur begünstigte.

c. Anzahl und Verteilung der adulten Tiere

Die Verteilung der solitär lebenden Tiere auf dem nach S und SW leicht abfallenden, vornehmlich mit Grus und Sand dünn bedeckten Granit-Pediment war ungleichmäßig und durch Ballungen gekennzeichnet. Letztere waren in diesem Gebiet vor allem durch die von den Kurzohrigen Elefantenspitzmäusen bevorzugten Wohnlagen auf den mit Grus bedeckten flachen Granitrücken zwischen den weiten sandigen Talungen (Omuramben) bedingt, wo die Tiere ihre begehrten Unterschlupfe unter exfoliierendem, durch Kernsprünge gespaltenem und durch Wabenerosion zerklüftetem Granit fanden.

Für die Beurteilung des Wohnsystems und der sozialen Toleranz der Kurzohrigen Elefantenspitzmäuse unter den Gegebenheiten ihrer solitären Lebensweise und den vorherrschenden ökologischen Bedingungen erscheint mir der Vergleich zwischen dem empirisch festgestellten Fassungsvermögen des Wohnbezirkes an Tieren und dem tatsächlichen Bestand der Stammpopulation Aufschluß gebend zu sein. Der vorhandene

stabile Tierbestand sollte unter den augenblicklichen Lebensbedingungen einer optimalen Nutzung des Lebensraumes bei einem ausgewogenen oder verträglichen Nebeneinander- und Zusammenleben der Tiere entsprechen.

Die Anzahl der bewohnten (13) und unbewohnten (9) Wohnareale entspricht der empirisch festgestellten maximalen Nutzung dieses Wohnbezirkes durch eine gleiche Anzahl ortsansässiger erwachsener Tiere (22) unter den gegebenen Parametern. Bei einer Größe des gesamten Wohnbezirkes von ungefähr 22 km^2 bedeutet das theoretisch eine Nutzungsfläche von 1 km^2 / adultem Tier. Dieser Wert entspricht angenähert den tatsächlichen Gegebenheiten; die Tiere unterhielten auf dem Granit-Pediment auch unter den Verhältnissen geringer Populationsdichten bevorzugt individuelle Wohnareale in der Größe von etwa 1 km^2.

Auf Grund seiner geomorphologisch und ökologisch unterschiedlichen Strukturierung kann der Wohnbezirk von den Tieren jedoch nicht gleichmäßig, d. h. nicht vollständig genutzt werden. Die wirkliche Nutzungsfläche ist kleiner als die wirkliche Größe des Wohnbezirkes. Bei einer fixierten oder gar mit der Größe des Nahrungsangebotes umgekehrt proportional korrelierten Anforderung der Tiere an die Größe des Wohnraumes kommt es zwangsläufig zu einer Überschneidung der Wohnareale. Dieser Zustand, der Anlaß zu intraspezifischen Auseinandersetzungen sein kann und unter bestimmten Bedingungen auch ist, wird durch die vorherrschende soziale Toleranz benachbarter Tiere ausgeglichen. Erforderlichenfalls nutzen sie abwechselnd ihre Wohnflächen, Jagdgebiete und selbst einzelne Unterschlupfe, und bei Begegnungen gehen sie sich allgemein friedlich aus dem Wege. Dagegen kommt es zwischen den sich unbekannten Tieren einer Population zu agonistischen Auseinandersetzungen, die unter Vermeidung eines exzessiven Energieverbrauchs schnell zu Ende laufen und nur zur Wahrung einer Individualdistanz eingesetzt werden (s. u.).

Von den 22 Wohnarealen im Wohnbezirk GP 70 waren 13 bewohnt. Nach obigen Überlegungen bedeutete das eine Reduktion der Stammpopulation auf 59,1 % ihres möglichen Bestandes unter den gegebenen Parametern. Die Hauptursache dieser Reduktion lag in dem durch die lange Trockenheit hervorgerufenen Nahrungsmangel, wobei vornehmlich Raubfeinde und eine geringe oder fehlende Fortpflanzung die Bestandsabnahme hervorriefen. Beim Rückgang des Nahrungsangebotes ist die Schwächung der Population nicht gleichzusetzen mit einer Abnahme der intraspezifischen sozialen Spannung. Vielmehr bedarf es einer Untersuchung, ob und wie die Art der Veränderung des Futterangebotes (reduziert und eng lokalisiert) das Sozialsystem der Tiere beeinflußt. Im Wohnbezirk GP 70 führte die Nahrungssuche hungernder Tiere in den noch relativ günstigen Jagdgebieten ihrer Artgenossen zu vermehrten sozialen Spannungen mit agonistischem Verhalten, wenn sie sich begegneten. Ihre Aggressivität war jedoch nur zur Wahrung einer Individualdistanz und nicht im Sinne einer Revierverteidigung eingesetzt, so daß beide Rivalen ohne große Energievergeudung bereits auf 20 bis 30 m Entfernung ihre kritische Begegnung überwunden hatten und gelassen ihrer Futtersuche nachgehen konnten. Insgesamt war die Ortstreue der Tiere des Wohnbezirkes GP 70 mit Ausnahme der von OS trotz der kritischen Futterlage noch soweit erhalten, daß auch die gelegentlich auf Futter- und Partnersuche herumwandernden Individuen ihren ursprünglichen Wohnarealen treu blieben. Die sich vertrauten benachbarten Tiere wahrten unter den gegebenen Lebensbedingungen noch überwiegend ihre Nachbarschaftstoleranz. Begünstigt wurde dies durch Nachbarschaften von ♂ und ♀, die wahrscheinlich selektiv entstanden waren.

Die Verteilung der adulten Tiere im Wohnbezirk GP 70 (Abb. 7) läßt sich an Hand der Darstellung der mittleren Sozialdistanz zum nächsten Nachbarn numerisch erfassen (Tab. 1). Entfernungen um 300 m (= Modus) waren die häufigsten Sozialdistanzen und wiesen meistens auf aktive oder latente Partnerschaften zwischen ♂ und ♀ hin. Soziale Kontaktnahmen über Entfernungen um 1000 m lagen noch im Bereich

Tabelle 1

Verteilung der adulten *M. proboscideus* im Wohnbezirk GP 70, 4. Januar bis 18. März 1972
Mittlere Sozialdistanzen zu den nächsten Nachbarn

Wohnareal	Mittlere Sozialdistanz	Nächster Nachbar	Partner
BB	300 m	R (R♀)	vermutet
R (R♀)	300 m	BB	vermutet
S (S♂)	270 m	GP (S♀)	verifiziert
GP (S♀)	270 m	S (S♂)	verifiziert
Q (Q♂)	660 m	GP (S♀)	
PS (G♀)	300 m	NW	vermutet
NW	300 m	PS (G♀)	vermutet
KH (K♂)	740 m	NW	
H	340 m	RC	vermutet
RC	340 m	H	vermutet
RO	1 000 m	RC	vermutet
CL (CL♀)	1 220 m	RO	vermutet
OS	2 230 m	CL	

Modus: 300 m; Minimum: 270 m; Maximum: 2 230 m.

des allnächtlich Möglichen, wie die regelmäßigen Streifzüge von S♂ und Q♂ und die vermutete Partnerschaft RO — CL andeuteten. Dagegen wies die maximale Entfernung von 2230 m auf das einzige, sozial völlig isolierte Tier, das während der Beobachtungszeit aus seinem einsam gelegenen Wohnareal abwanderte. Dabei wurde es sicher auch von der zunehmenden Nahrungsnot zum Verlassen seines Wohnortes bewegt. Demgegenüber blieb Q♂ bei einer mittleren Sozialdistanz von 660 m und einem noch ausreichenden Futterangebot ortstreu, obgleich er keinen Partner fand und von S♀ bei wiederholter Annäherung resolut abgewiesen wurde.

3. Organisation und Formen des Sozialverhaltens

Die Wohnweise der adulten Kurzohrigen Elefantenspitzmäuse in der Namib deutete das System ihrer Sozialbeziehungen an: Die Tiere leben solitär in unverteidigten Wohnarealen und beschränken ihre sozialen Kontakte auf einige zeitlich begrenzte Verhaltenssituationen. Ein Gruppenleben, wie es beispielsweise bei Prosimiern auftritt, gibt es bei *M. proboscideus* in der Namib nicht. Zu Assoziationen kommt es a. kurzfristig zwischen ♂ und ♀ in der Balz, b. zwischen Mutter und ihren ein bis zwei Kindern und c. zwischen Geschwistern (Zwillingen) in der Zeit ihrer gemeinsamen Abhängigkeit von der Mutter. Die Familienorganisation beschränkt sich auf eine spezialisierte Mutterfamilie während der kurzen Zeit, in der die bei der Geburt sehr weit entwickelten Jungen von der Versorgung mit Nahrung von der Mutter abhängig sind (Sauer 1972). Darüber hinaus kommt es gelegentlich zu kurzen Sozialkontakten ohne Kooperation.

a. Das Verhalten adulter Tiere außerhalb der Fortpflanzungsphase

In der Zeit sexueller Ruhe leben die Kurzohrigen Elefantenspitzmäuse solitär in ihren individuellen Wohnarealen oder gegebenenfalls auf Wanderschaft. Die gelegentlichen Kontakte zwischen Artgenossen sind im wesentlichen das Ergebnis zufälliger Begegnungen und beschränken sich vornehmlich auf kurze agonistische Aktionen zur Wahrung der Individualdistanz während der nächtlichen Jagd nach Futter. Als über-

wiegend nachtaktives Tier verbringt die Kurzohrige Elefantenspitzmaus den Tag zumeist mit etwas Komfort- und Räkelverhalten, Ruhen und ausgedehntem Schlafen am und im bevorzugten Unterschlupf und vermeidet dabei den Kontakt mit Artgenossen. Hungrige Tiere nehmen am Tage gelegentlich Nahrung auf, die sie in der Nähe des Unterschlupfes erjagen oder im geeigneten Augenblick aus der Ruhelage heraus am und im Unterschlupf aufnehmen. Wird ein Tier bei seiner Tagesruhe am bestimmten Ort anhaltend gestört, z. B. durch eine Gehörnte Puffotter *(Bitis caudalis)* oder eine Sandschlange *(Psammophis leightoni)*, verlegt es in schnellem Lauf auch am Tage seinen Aufenthalt in einen anderen Unterschlupf oder in ein anderes Wohnquartier. Q♂ wechselte einmal seinen Unterschlupf, als ein Schabrackenschakal *(Canis mesomelas)* ihn belästigte und nach echter Schakalmanier auf seinen bevorzugten Unterschlupf kotete (Abb. 4).

Wenn es beim Wechsel des Unterschlupfes zu einer Begegnung mit einem Artgenossen kommt, weicht das ankommende Tier auf Sichtweite vor dem andern aus. Ein bereits besetzter Unterschlupf wird auch nicht von einem Partner bezogen, wenn er nicht gerade in Balzstimmung ist. Beispiel: In einem mit Unterschlupfen spärlich versehenen Gebiet in der Außennamib bewohnten B♂ und B♀ in ihren sich überschneidenden Wohnarealen das gleiche Wohnquartier (s. Sauer 1972, Abb. 1). Ihre Tagesruhe verbrachten sie außer Sicht voneinander in verschiedenen Granitunterschlupfen. In der Zeit ihrer sexuellen Ruhe bezogen sie nie gemeinsam einen Unterschlupf. B♂ wurde in seinem bevorzugten Tagesunterschlupf wiederholt von einem großen schwarzen Skorpion gestört und lief dann stracks zum nächstgelegenen, etwa 7 m entfernten Unterschlupf, in dem B♀ bevorzugt ihre Tagesruhe verbrachte. War sie zu Hause, bremste B♂ jedesmal bei Sichtung des Weibchens seinen schnellen Lauf ab und rannte zum nächsten freien Granitunterschlupf weiter. War B♀ nicht anwesend, machte es sich B♂ an dem angestrebten Platz bequem. Wenn B♀ dann später am Tage und gewöhnlich aus thermoregulatorischen Gründen diese Deckung aufsuchte und B♂ darin gewahrte, wich sie unverzüglich aus, auch wenn keiner der übrigen Unterschlupfe bei der momentanen Wetterlage für sie angenehm war. Es kam bei derartigen Manövern zwischen den beiden vertrauten Partnern zu keinen agonistischen Auseinandersetzungen, da keiner Anspruch auf des anderen augenblicklichen Besitz erhob.

Im Wohnbezirk hatten die Tiere ihre individuell bevorzugten, überwiegend voneinander isolierten Jagdgründe, und so kam es selten zu direkten Begegnungen während der nächtlichen Futterjagd. Die Suche nach Nahrung war generell ein solitäres Unternehmen ohne Kooperation mit Artgenossen, auch nicht mit dem bekannten Partner. Bei gelegentlichen Begegnungen liefen vertraute und fremde Tiere meistens ohne Aufsehen aneinander vorbei, allenfalls jagte hin und wieder ein ortsansässiges Tier den fremden Ankömmling in kurzem, schnellem Verfolgungslauf von seiner gerade genutzten Nahrungsquelle 20 bis 30 m weg. Der Fremde, der sich dann unter Schreckrufen absetzte, hatte damit die genügende Individualdistanz zur Befriedigung des Anwohners erreicht. Vertraute Nachbarn, besonders wenn sie sich als zeitweilige Partner kannten, duldeten sich meistens am gleichen Futterplatz auf nächster Nähe, ohne ihre Nahrungssuche zu koordinieren oder miteinander zu kooperieren. Auch bei einer dabei auftretenden Verfolgung eines fremden Tieres durch einen der beiden „Partner“ wahrte der andere sein individuelles Interesse. Bei Tieren in Balzstimmung wurde die solitäre nächtliche Futtersuche entscheidend beeinflußt.

b. Das Verhalten adulter Tiere während der Fortpflanzungsphase

Solitäre männliche und weniger oft weibliche Tiere, die geschlechtlich erregt waren, liefen nachts aus ihren eigenen Wohnarealen in die ihrer Nachbarn. Dieses *Kontakt-*

suchen, eine *Partnersuche,* war besonders bei männlichen Tieren ausgeprägt, wobei eine hervorragende Ortskenntnis und Orientierung sowie die Bekanntschaften unter den ortsansässigen Tieren schnell zu dem angestrebten Kontakt mit dem weiblichen Tier führten. Das Herumstreifen auf nächtlicher Kontaktsuche stellten auch weibliche Tiere zur Schau, besonders jüngere Adulte, wenn sie in Östrus kamen und nicht rechtzeitig in ihren eigenen Wohnarealen von einem ♂ aufgesucht wurden. In einer Nacht inspizierte beispielsweise G♀ das Nordquartier (NQ) von S♂, als dieser sich gerade in seinem Südquartier (SQ) aufhielt. G♀ blieb hier den nächsten Tag über und zog sich in der kommenden Nacht wieder in ihr eigenes Wohnareal (PS) zurück (Abb. 7). Als S♂ danach seinen Aufenthalt wieder nach seinem Nordquartier verlegte, versetzte ihn der von G♀ hinterlassene Duft in gewaltige Erregung.

Nach den bisherigen Feststellungen in der Namib strebten die ♀♀ mehr einen indirekten Kontakt mit ihren männlichen Partnern an, indem sie deren Wechsel und freien Unterschlupfe begingen, wenn sie selbst nicht zur rechten Zeit von einem ♂ aufgesucht wurden. Nach den Reaktionen der danach auftauchenden ♂♂ zu schließen, hinterließen die inspizierenden ♀♀ ihre Duftmarken. Die männlichen Tiere, durch den weiblichen Duft sehr erregt, waren mehr auf eine direkte soziale Kontaktnahme mit ♀♀ eingestellt. Dabei gingen sie balzlustig das erste ♀ an, dessen sie gewahr wurden, gleichgültig, ob sich dieses im Östrus oder Anöstrus befand oder trächtig war. Unter den Gegebenheiten der solitären Lebensweise, der dünnen Besiedlung der Wohnbezirke, der Schnelligkeit der nachts herumstreifenden Tiere sowie ihrer stark umweltbeeinflußten und damit zeitlich oft variierenden Fortpflanzungstätigkeit ist das ein sehr adaptiver Verhaltensmechanismus, der einerseits Sozialdistanzen schafft, andererseits die Fortpflanzung sichert. Wenn ein ♂ bei seiner Annäherung an ein nicht sexuell motiviertes ♀ abgewiesen wurde, ließ es unverzüglich ab und ging seiner Futtersuche nach. Wenn es zum geschlechtlichen Kontakt kam, nahmen die Dinge ebenso schnell ihren Lauf. Es ist bemerkenswert, daß sich auch das ♂ eines vertrauten, benachbart wohnenden „Paares" in Balzstimmung dem ♀ unabhängig von dessen Motivation und selbst wenn es trächtig war im Sinne einer Versuch-und-Irrtum-Methode näherte und je nach Stimmung abgewiesen oder angenommen wurde.

Kam es zwischen zwei Tieren zu einem heterosexuellen Kontakt, assoziierten sich die Partner für die Zeit der Balz und Paarung vornehmlich im Wohnquartier des Weibchens und gewöhnlich für einige Nächte und Tage. Es ist möglich, daß es vereinzelt auch zu einer spontanen Balz und Begattung kommen kann, nach der die beiden Tiere wieder ihre getrennten Wege gehen. Die *Balz* verlief nach anfänglichen naso-nasalen Kontakten im wesentlichen in einem ungleichmäßigen Laufen im Kreise, bei dem das ♂ in naso-genitalem Kontakt dem ♀ nachlief. Diese Balzsequenz konnte unterbrochen und wiederholt werden, bis es schließlich zur Kopulation kam. Das ♂ bestieg das ♀ von hinten, wobei es trotz seiner runden Körperform außerordentlich behend war und mit seinem bauchständigen, langen und fadenförmigen Penis schnell die Vagina fand.

Bei einer Verpaarung verbrachten die Partner die Tage in nächster Nähe zueinander, in nahe beieinander gelegenen Wohnquartieren, im gleichen Wohnquartier und oft im gleichen Unterschlupf. Nach erfolgreicher Begattung und nachfolgender Abweisung des Männchens durch das ♀ trennten sich die Paare wieder. Das ♀ lebte damit wieder solitär, und das ♂ wurde für sukzessive Paarungen mit anderen partnerlosen ♀♀ frei. Unter den gegebenen Lebensbedingungen in der ariden Namib kann dieses Fortpflanzungssystem von großer adaptiver Bedeutung sein, die das Überleben einer Population und damit der Art sichert.

In allen beobachteten Fällen, sowohl bei den wilden als auch bei den gekäfigten Tieren, leitete das ♂ mit seiner Annäherung an das ♀ in dessen Wohnareal die Balz ein. Es ist jedoch zu erwarten, daß es auch in dem Wohnareal eines Männchens zur

Paarung kommt, wenn ein ♀ unter dem Druck sozialer Isolation dort einwandert und das ♂ herausfordert.

Eine dauerhafte aktive Paarbindung wurde nicht festgestellt. Wenn einzelne ♂♂ und ♀♀ über einen Balzzyklus hinaus mehr oder weniger eng benachbart blieben, waren dafür ihre Ortsbindung, die Isolation und Kleinheit des Wohnbezirkes, die geringe Anzahl geeigneter Unterschlupfe oder ein lokal begrenztes Futterangebot ausschlaggebend. Die Tiere lebten dann als sich bekannte Nachbarn nebeneinander, ohne miteinander im Ablauf ihrer nächtlichen und täglichen Aktionen assoziiert zu sein. Ich bezeichne dieses Verhalten als ein *System der latenten Partnerschaft.* Selbst in Wohnquartieren, die sich erheblich überschnitten, wahrten derartige „latente Paare“ ihre Sozialdistanz und führten außer zur Balzzeit in der Nacht und am Tage ein solitäres Leben.

Die solitäre Einstellung der Kurzohrigen Elefantenspitzmäuse kam auch während der Verpaarung von ♂ und ♀ dadurch zum Ausdruck, daß zwei Partner während der Annäherung und Verfolgung von fremden Artgenossen keine Kooperation zeigten. Vielmehr ging jeder seiner individuellen Beschäftigung nach, selbst wenn dadurch für den Rest der Nacht der soziale Kontakt unterbrochen war.

c. Organisation der Familie

Unter der Familienorganisation der Kurzohrigen Elefantenspitzmaus verstehe ich insgesamt die Vorkehrungen des trächtigen Weibchens für die Geburt seiner Jungen, die mütterliche Betreuung des Nachwuchses sowie die sozialen Beziehungen der Jungen zur Mutter. Die Organisation beginnt mit der Suche des trächtigen Weibchens nach einem Unterschlupf für die Geburt seiner ein oder zwei Jungen. Bis jetzt haben die Beobachtungen in der Namib gezeigt, daß das Familiensystem der Kurzohrigen Elefantenspitzmaus eine Mutterfamilie ist und das Weibchen für die Geburt seiner Jungen einen Unterschlupf abseits seiner eigenen Wohnung aufsucht. Damit sind zwei Begriffe zur Charakterisierung der Familienstruktur der Kurzohrigen Elefantenspitzmaus anzuführen:

Die *Setzdistanz* ist im Sinne der Sozialdistanzen Hedigers (1941) die Entfernung zwischen dem Geburts- und damit Aufenthaltsort der Jungen und dem Wohnort der Mutter. Die beiden Wohnungen können im gleichen oder in verschiedenen Wohnquartieren (S. 84) liegen. In allen bisherigen Fällen wurden die Jungen außerhalb der Wohnung der Mutter gesetzt und dort von ihr nur nachts zu bestimmten Zeiten zur Fütterung aufgesucht. Der Begriff *Mutterfamilie* bedeutet, daß die Versorgung der Jungen mit Futter und ihre weitere Betreuung allein von der Mutter ohne Beteiligung des Vaters oder eines anderen Tieres (z. B. Amme) durchgeführt wird.

Im folgenden sei das in einer vorläufigen Mitteilung bekannt gegebene Beispiel (Sauer 1972) weiter erörtert, das sich auf die Familie von S♀ (Abb. 7, Wohnareal GP) und ihre Zwillinge s♂ und t♀ (Abb. 9, G.: Geburtsunterschlupf TS) bezieht. S♀ wurde vom 4. Januar an regelmäßig beobachtet und war nach kurzer Zeit so an meine behutsame Anwesenheit in ihrem Wohnareal gewöhnt, daß ich sie bei Vermeidung rascher und geräuschhafter Bewegungen nicht störte. Auf den deckungsarmen Grus-Flächen ging S♀ nachts bei Störungen durch Eulen sogar in meinem Körperschatten und zwischen meinen Schuhen in Deckung. Der Partner von S♀ war S♂ (Abb. 7, Wohnareal S mit S-SQ und S-NQ), dessen Wohnareal sich mit dem ihrigen überschnitt (siehe Sauer 1972).

S♀ bewohnte ein etwa 1 km^2 großes Wohnareal, in dem sie mehrere Wohnquartiere mit einer Anzahl von Unterschlupfen unter Granitblöcken, exfoliierendem Granit und in einem verlassenen Gerbillidenbau hatte. Die Tage verbrachte sie hauptsächlich in dem Erdbau (Abb. 9, G.: EB), an dem während der drei Beobachtungs-

monate keine Störung vorkam. Zum Ende der Tagesruhe räkelte sich S♀ gewöhnlich noch im letzten warmen Sonnenstrahl. Nach Sonnenuntergang gähnte sie noch einige Male und streckte, scheuerte und kratzte sich, bis sie nach kurzem Sichern zu Beginn der Bürgerlichen Dämmerung in schnellem Zickzack-Lauf regelmäßig 80 m zum Futterplatz GPF (Abb. 2 und 9) rannte. Dort jagte sie unverzüglich nach den um diese Zeit aktiven hellhäutigen Ameisen. Unterbrochen mit Eß- und Ruhephasen sowie Inspektionen von Unterschlupfen und Sicherungsmanövern, streifte S♀ in einer Reihe von ausgedehnten Jagdzügen je nach Futterangebot mehr oder weniger weit durch ihr Wohnareal. Mitunter verbrachte sie die ganze Nacht in GPF und in unmittelbarer Nähe davon. In der frühen Morgendämmerung zog sie sich für die Tagesruhe zu ihrem Erdbau zurück. Dort döste sie und räkelte sich zunächst in der warmen Morgensonne, bis es ihr zu heiß wurde und sie in der Tiefe des Baues verschwand. Vom 4. bis 19. Januar war dieses Verhalten die Norm; am 19. Januar war S♀ bis um 11.00 unruhig und rannte noch im vollen Sonnenlicht bei ihrem Erdbau nach Insekten. Alle Anzeichen sprachen dafür, daß sie spät in der Nacht vom 18. zum 19. Januar ihre Jungen zur Welt gebracht hatte. Da S♀ alle Vorkehrungen dazu sehr heimlich getroffen und ihre Zwillinge s♂ und t♀ 240 m von ihrer eigenen Wohnung gesetzt hatte, fand ich diese erst nach systematischen Beobachtungen und vorsichtigem Suchen am 21. Januar im Geburtsunterschlupf TS (Abb. 9).

1. Merkmale des Geburtsortes

In meiner ersten Mitteilung über die Familienorganisation der Kurzohrigen Elefantenspitzmaus schilderte ich die Merkmale des Unterschlupfes, den S♀ für die Geburt ihrer Zwillinge bezog. Die Befunde sind hier unter dem Aspekt der Sozialstruktur kurz zusammengefaßt.

Der Geburtsunterschlupf lag innerhalb des Wohnareals von S♀ und somit in einem ihr vertrauten Gebiet. Die Setzdistanz (S. 78) betrug 240 m. S♀ konnte von ihrer Wohnung (EB) den Geburtsunterschlupf (TS) nicht sehen. Sie kannte jedoch dessen Lage zur Lage ihrer eigenen Wohnungen und Futterplätze. Ebenso war ihr der Unterschlupf DS bekannt, den die Jungen während ihrer ersten selbständigen Erkundung des Geburtsortes aufgefunden und zeitweilig bezogen hatten. Damit war S♀ in der Lage, auch in finsterer Nacht zielgerichtet, auf dem kürzesten Weg und schnell ihre Jungen mit Nahrung zu versorgen. Ihre Laufgeschwindigkeit lag bei 5,5 m/sec (S. 82).

Der Geburtsunterschlupf lag in einer von S♀ selten begangenen sterilen Grus-Fläche zur Peripherie ihres Wohnareales, an die sich direkt kein bewohntes Wohnareal anschloß. Der Unterschlupf befand sich auf einer öden Granitbank unter einer abgewitterten Granitklippe; die Umgebung war nahezu vegetationslos und ohne Nahrung. Abgesehen von zwei Geckos *(Rhoptropus afer)* war dieser Ort von keinem anderen Wirbeltier bewohnt. Optisch und olfaktorisch orientierte Raubfeinde fanden hier keine Anhaltspunkte zur Nahrungssuche. Aus den gleichen Gründen waren intraspezifische Kontakte auf Begegnungen zwischen S♀ und ihren Jungen beschränkt. Weder S♂ noch die benachbarten Kurzohrigen Elefantenspitzmäuse hielten sich im Gebiet des Geburtsortes auf.

Auf der Granitbank hinterließen die drei Tiere keine Spuren. Das Gewicht der Granitdecke hätte einem Raubfeind wie dem Schabrackenschakal ein Aufscharren des Unterschlupfes unmöglich gemacht. Die drei Zugänge waren sehr klein und eng; damit war ein Eindringen von Raubfeinden auf kleinwüchsige Tiere wie Sandschlangen *(Psammophis)* und Viperiden *(Bitis)* beschränkt. Bei einer derartigen Gefahr hätten die Jungen jedoch durch die freien Ausgänge entweichen können. Da sie bei Gefahr individuell flüchteten, wäre die Chance ihres Überlebens groß gewesen. Zusätzliche Sicherheit brachte ihre frühe Erkundung des Geburtsortes mit der Ent-

deckung des Unterschlupfes DS; damit verbrachten die Jungen die Tagesstunden oft auf Zwillingsdistanz (Abb. 9).

Für die erforderliche Thermoregulation der Jungen war der Geburtsunterschlupf sehr günstig gelegen. Bei den über Tag und Nacht großen Temperaturwechseln milderte das Gestein an den heißen Tagen die Wärmeeinstrahlung; in den kühlen Nächten temperierte die langsame Wärmeausstrahlung des am Tage erhitzten Granits den Unterschlupf. Durch die drei Öffnungen brachte der in den heißen Tagesstunden regelmäßig aufkommende Wind den Zwillingen eine Kühlung, die für ihr Überleben außerordentlich wichtig war, zumal sie die Tage ohne Hilfe der erfahrenen Mutter allein verbringen mußten. In den windigen, kühlen Nächten konnten die ortssteten Säuglinge bei Abwesenheit der Mutter ein Auskühlen verzögern, indem sie sich aneinander, in Gesteinsvertiefungen und in eingewehtes Pflanzenmaterial kuschelten. Einen Nestbau kennen diese Tiere nicht.

Die aufgezählten Merkmale und Vorzüge des Geburtsunterschlupfes weisen darauf hin, daß die wichtigsten selektiven Vorteile der Setzdistanz und des isoliert gelegenen Unterschlupfes in der Feindvermeidung und vielleicht auch in der Isolation der Jungen vor fremden Artgenossen liegen. Dabei ist unter den gegebenen Lebensbedingungen die geruchliche Isolation von besonders adaptivem Wert.

2. Betreuung der Jungen

Meine Beobachtungen zur Betreuung von s♂ und t♀ durch S♀ beschränken sich auf die nächtlichen Fütterungen. Die Tage verbrachte S♀ stets in ihrer eigenen Wohnung abseits von der der Zwillinge. In den Nächten tat sie für die Jungen wenig mehr, als sie zu stillen und sie mit fester Nahrung zu versorgen. Bei Gefahr wurden die Jungen durch ihre Schreckreaktion gewarnt.

Der Übergang von der ausschließlichen Selbstversorgung zum eingeschobenen Stillen und Füttern ihrer Kinder zeigte bei S♀ das typische Muster der Anbahnung bzw. Umstimmung (Abb. 8). Vor der Geburt ihrer Zwillinge war S♀ regelmäßig um den Beginn der Bürgerlichen Dämmerung am Futterplatz GPF (Abb. 2, 8 und 9) erschienen, wo sie eine geraume Zeit nach Ameisen und gelegentlich anfallenden Nachtschmetterlingen jagte. Sie verzehrte ihre Kost am Ort und unterbrach ihre Jagd hin und wieder mit einer kurzen Ruheperiode an bevorzugten Plätzen im Schutz von Granitbänken. Je nach Größe des Futterangebotes erstreckte sich ihr Aufenthalt bis zu mehreren Stunden, ehe sie zu weiteren Jagdunternehmungen in angrenzende Gebiete ihres Wohnareales davonrannte. Oft kam sie von dort schon nach kurzer Zeit wieder nach GPF zurück, und mitunter blieb sie die ganze Nacht hier. An diesem Ort fand sie das ergiebigste Futter vor, und das war der Grund für ihren ausgedehnten Aufenthalt.

Nach der Geburt der beiden Jungen blieb der Beginn der nächtlichen Aktivität von S♀ zunächst unverändert, wenn man von der kleinen Verspätung absieht, mit der das Tier seinen Erdbau (E in Abb. 8; EB in Abb. 9) verließ. Die erste Futteraufnahme (Abb. 8, Phase I) bestand weiterhin aus der ausgedehnten Selbstversorgung mit Insektenkost, wobei sie noch intensiver als zuvor durchgeführt wurde. Überraschend und auffallend verschieden von ihrem früheren Verhalten, bei dem eine Ruheperiode auf die erste Futteraufnahme folgte, waren die plötzlichen, ostwärts zielgerichteten Läufe am 19. und 20. Januar, mit denen S♀ die Phase I der Futteraufnahme beendete und mir auch den Weg zur Entdeckung ihrer Jungen wies. Es bestand kaum ein Zweifel, daß S♀ an diesen beiden Abenden nach ihrer ersten eigenen Sättigung zu TS lief und dort ihre Jungen stillte. Nach meinem Auffinden der Zwillinge am 21. Januar konnte ich dieses Verhalten selbst sehen. Den Zwillingen schien an diesem Abend der Rhythmus der Fütterung und die bisherige Art und Menge der Nahrung ungenügend zu sein. Bereits von 19.03 an waren sie sehr un-

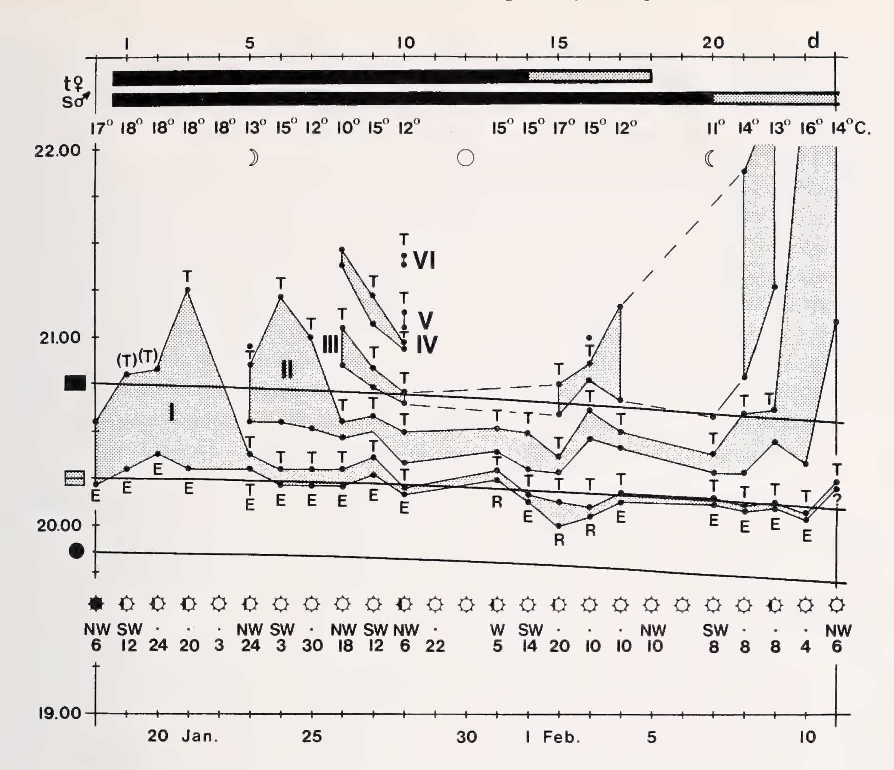


Abb. 8. M. proboscideus. Sequenz der abendlichen Futteraufnahme von S♀ zur Selbstversorgung und Fütterung ihrer Jungen s♂ und t♀ (T), 18. Jan. — 11. Febr. 1972. *Ordinate:* Lokalzeit. *Abszissen* (unten nach oben): Datum; Stärke (m/sec) und Richtung des Windes sowie Grad der Bewölkung vor Sonnenuntergang; Verlauf des Sonnenunterganges ●, der Bürgerlichen ▤ und Nautischen Dämmerung ■; Mondphasen; tiefste Nachttemperaturen und Lebenstage (d) der Zwillinge s♂ und t♀. *Verhalten von* S♀: Ende der Tagesruhe in E (= Unterschlupf EB, s. Abb. 9) oder in R (= Unterschlupf R–CS [s. Abb. 2] in Komplex RRS [200], s. Abb. 9) mit der unmittelbaren Ankunft und später wiederholten Aufenthalten im Jagdgebiet GPF (Phasen I—VI) sowie Fütterung der Jungen (T) in den Unterschlupfen TS oder DS (s. Abb. 9). *Entwicklungsstand und Alter der Zwillinge* s♂ *und* t♀. Perioden der unbedingten (schwarz) und bedingten (gepunktet) Abhängigkeit

ruhig und rannte in ihrem Unterschlupf ein und aus und suchend um ihn herum. S♀ kam jedoch erst um 21.15, nachdem sie sich selbst 57 min lang am Futterplatz GPF mit Nahrung verköstigt hatte.

Am 23. Januar, dem 5. Lebenstag der Jungen, änderte sich das abendliche Verhalten von S♀. Entgegen ihrer Gewohnheit rannte sie von ihrem Erdbau zuerst die 240 m zu den Zwillingen (Abb. 9, Strecke EB – TS), stillte, und sauste sofort über ihre zur Zeit unbenützten Unterschlupfe RRS die 265 m nach GPF. Hier sammelte S♀ hastig Ameisen auf, die sie hörbar zerknackte und im Gegensatz zu ihrer früheren Futteraufnahme ohne zu schlucken in ihren immer dicker werdenden Backentaschen anreicherte. Nach einem pausenlosen Einsammeln jagte S♀ schon nach 5 min mit vollen Backentaschen ostwärts von einer zur anderen Granitbank, und jenseits von RRS überquerte sie in schnellem Zickzack-Lauf auf der offenen Fläche die 200 m zu den Zwillingen in TS. Diesen übergab sie den Insektenbrei von Mund zu Mund. Bereits nach 10 min gelangte S♀ wieder am Futterplatz GPF an, wo sie ohne Verzug die Phase II der Futteraufnahme begann. Zunächst holte sie das Versäumnis aus

der Phase I nach und aß selbst. Dann stopfte sie wieder die Backentaschen mit Insektenbrei voll. Nach insgesamt 18 min war die Phase II beendet, und S♀ rannte zum drittenmal die 265 m nach TS zur Fütterung der Zwillinge. Damit erhielten diese nachweislich an ihrem 5. Lebenstag die erste feste Nahrung in Form von vorgekauten und eingespeichelten Insekten.

Diese Sequenz hielt S♀ auch in den beiden folgenden Nächten bei. In der nächsten Nacht reduzierte sie die Phase II zur bloßen Anreicherung von Insektenbrei für die Zwillinge und unterband ihre eigene Verköstigung. Im entsprechenden Rhythmus setzte sie dafür auch die III. und IV. und dann die V. und VI. Phase ein und verlegte ihre eigene Nahrungsversorgung zusehends in die späten Nachtstunden. Dieser neue Rhythmus des Nahrungssammelns entsprach einer Unterteilung der ersten Phase des Nahrungserwerbs zu Beginn der Nacht und einer Verschiebung der eigenen Nahrungsaufnahme zugunsten der Fütterung der Jungen mit mundgerecht vorbereiteter Insektennahrung. Dabei trat auf Grund der großen Setzdistanz und der damit verbundenen Läufe eine deutliche Verschiebung in der Zeit ein. Ein Abfall der nächtlichen Temperaturen (Abb. 9) könnte das Fütterungsverhalten beschleunigt oder intensiviert haben. Dagegen schienen Wind (Sturm) und Bewölkung (minimal) ohne Einfluß zu sein, und trotz der größer werdenden Nachthelligkeit durch den zunehmenden Mond und der damit verbundenen wachsenden Gefahr durch nächtlich aktive Raubfeinde (Eulen, Schabrackenschakale, Schlangen) vermehrte S♀ ihre Versorgungsläufe. Ihre Leistungen waren bemerkenswert!

Am 10. Lebenstag (28. Januar) war das Nahrungsbedürfnis der Jungen am größten geworden. An diesem Abend lief S♀ zu Beginn der nächtlichen Aktivitätsphase in der Zeit von 20.10 Uhr (theoretisch verließ sie ihren Erdbau (EB) 14,5 sec früher) bis 21.30 Uhr zwischen EB, GPF und TS eine Strecke von 2,745 km. Unter Einbeziehung ihrer energetischen Sammelläufe auf dem Futterplatz GPF und der Abweichungen von der Geraden bei ihren im Zickzack durchgeführten Streckenläufen sind schätzungsweise noch weitere 500 bis 600 m dazuzurechnen. Damit betrug die gesamte Laufleistung von S♀ in 80 min 3,245 bis 3,345 km, das sind im Mittel 2,5 km/h.

Bei einer mittleren Laufgeschwindigkeit von 5,5 m/sec konnte S♀ die Strecke von ihrer eigenen Wohnung zu der ihrer Zwillinge in 43,6 sec, und die Entfernung vom Futterplatz GPF nach TS in 48,2 sec zurücklegen. In Wirklichkeit brauchte sie wegen der Zickzack-Läufe und den wiederholten Unterbrechungen des Laufes zum kurzen Sichern und zur zusätzlichen Nahrungsaufnahme auf dem Weg meistens zwei bis fünf min.

Vom 6. Lebenstag der Jungen an lief S♀ nach dem Verlassen ihres Tagesunterschlupfes (überwiegend EB, selten R in RRS; siehe Abb. 2, 8 u. 9) wieder stets zuerst zur Futteraufnahme nach GPF, ehe sie nach kurzem Einsammeln und Anreichern des Futters in ihren Backentaschen zu den Zwillingen lief (Abb. 8). Dabei steuerte S♀ von den beiden Unterschlupfen TS und DS jeweils den an, in dem sie in der Nacht zuvor die Jungen gefüttert bzw. zuletzt zurückgelassen hatte, ehe sie in ihr eigenes Tagesquartier ging. Ihre nächtliche Zielorientierung zu dem einen oder anderen der beiden Unterschlupfe der Zwillinge war bereits auf 200 m Entfernung vom angesteuerten Ort deutlich entschieden. Ohne den Unterschlupf zu sehen, war sie richtungsmäßig bereits genau darauf orientiert; dabei lief S♀ nicht auf einem Wechsel, sondern frei im Gelände, bis sich unter ihrem ortsgebundenen Lauf von und zum Futterplatz GPF ein neuer Wechsel auszuformen begann.

Vom 17. Lebenstag der Jungen an zeigte S♀ einen erneuten Wechsel in der Fütterungsfrequenz und Selbstversorgung mit Nahrung. Bereits in der Phase III der Futteraufnahme, und vom 21. Lebenstag der Jungen an auch in der Phase II (t♀ hatte sich zu dieser Zeit bereits abgesetzt), nahm S♀ ihre eigene Verköstigung auf. Dieser Wechsel stand im Einklang mit dem veränderten Verhalten der Jungen. Am 15. Le-

benstag hatte t♀ ihre Wanderphase begonnen und damit auch ihre eigene Suche und Aufnahme von Nahrung eingeleitet; 18 Tage alt, verließ sie die Mutterfamilie und war selbständig (Abb. 9). Vom 21. Lebenstag an hatte dann s♂ die Wanderphase erreicht und erschien zunächst nach der ersten und zweiten, dann nach der ersten Fütterung regelmäßig selbst am Futterplatz GPF (Abb. 9). Damit konnte S♀ die III. und vom 23. Tag an schon die II. Phase der Futteraufnahme ausgedehnt in GPF verbringen (Abb. 8), bis ihr die Aufdringlichkeit des selbständigen, aber weiterhin stürmisch um Futter bettelnden s♂ zuviel wurde, sie ihn vom 25. Tag an immer unregelmäßiger fütterte und schließlich ihre eigene Jagd verlegte.

Unter den gegebenen Arbeitsbedingungen und der bemessenen Zeit wurde nicht versucht, weitere Einzelheiten des mütterlichen Verhaltens von S♀ zu ermitteln, wenngleich es auf Grund ihrer sonstigen, von mir fortwährend kontrollierten Aktivitäten nur sehr geringfügig sein konnte. Ein Hinweis auf das Eintragen der Jungen durch die Mutter ist im folgenden Abschnitt gegeben; das Stillen und die Futterübergabe sind S. 86 erwähnt.

3. *Das Verhalten der Jungen*

Nach unseren Beobachtungen an gekäfigten Kurzohrigen Elefantenspitzmäusen können kräftige neugeborene Junge bereits kurz nach der Geburt unter Stimmfühlungsrufen, einem hochfreqenten Zirpen, der vom Unterschlupf weggehenden Mutter über Entfernungen von mehr als einem Meter nachlaufen. Sie sind dazu befähigt, noch ehe sie trocken sind. Das Verhalten veranlaßt das ♀, den Nestflüchter mit den Zähnen am Nackenfell aufzunehmen und ihn wieder in den Geburtsunterschlupf zurückzutragen. Dieses spontane Verhalten des Neonaten wird in der Natur sehr wahrscheinlich dadurch unterbunden, daß das ♀ für die Geburt einen von ihr wenig begangenen, an artspezifischem Duft sehr signalarmen Unterschlupf abseits ihrer eigenen, sehr frequentierten Wohnung wählt, von dem es durch rasantes Weglaufen schnell außer Riech-, Hör- und Sichtweite der Jungen kommt. Damit wird deren Nachfolgereaktion unterbunden. Das Nachlaufen kann in der frühen Kindheit auch durch die oft markante Schwelle zwischen der Temperatur innerhalb und außerhalb des Unterschlupfes unterdrückt werden.

Abgesehen von den kurzen intensiven Kontakten mit der Mutter während der Nahrungsaufnahme hat die junge Kurzohrige Elefantenspitzmaus ein geringes soziales Bedürfnis. Nachstehend ist das Kindheitsverhalten der Zwillinge s♂ und t♀ als ein charakteristisches Beispiel beschrieben.

Ihre ersten sechs Lebenstage verbrachten s♂ und t♀ gemeinsam im Geburtsunterschlupf (Abb. 9), den sie nur hin und wieder nach Sonnenaufgang und vor Sonnenuntergang auf Entfernungen unter einem Meter und nachts zu Erkundungsläufen darum herum verließen. Alle beobachteten Abgaben von Kot und Urin fanden dabei außerhalb des Unterschlupfes statt. Die nach der Tagesruhe aufkommende abendliche Unruhe bekundete Hunger und stellte den Beginn der Nachtaktivität und wahrscheinlich eine im Tag-Nacht-Rhythmus zeitgebundene Erwartung der ersten Nachtfütterung dar.

In der Nacht vom 6. zum 7. Lebenstag entdeckte t♀, die in ihrer körperlichen Entwicklung und in ihrer Reaktivität auf Umweltreize von Anfang an ihrem männlichen Geschwister voraus war, den 20 m südwärts des Geburtsunterschlupfes gelegenen tiefen Unterschlupf DS (Abb. 9, G.). In diesem verbrachte t♀ die folgende Tagesruhe, während s♂ wie bisher den Aufenthalt im Geburtsunterschlupf TS vorzog (Abb. 9, C., 25. Januar). Beide Tiere blieben diesen Tag über erstmals getrennt und zeigten kein Kontaktbedürfnis. Erst bei Sonnenuntergang kam es zur nächsten Begegnung. In diesem Augenblick wechselte s♂ von TS nach DS über, wo beide Geschwister ohne gegenseitiges Begrüßen, Beschnuppern, Putzen oder sonstiges Aufmerksamkeitsverhal-

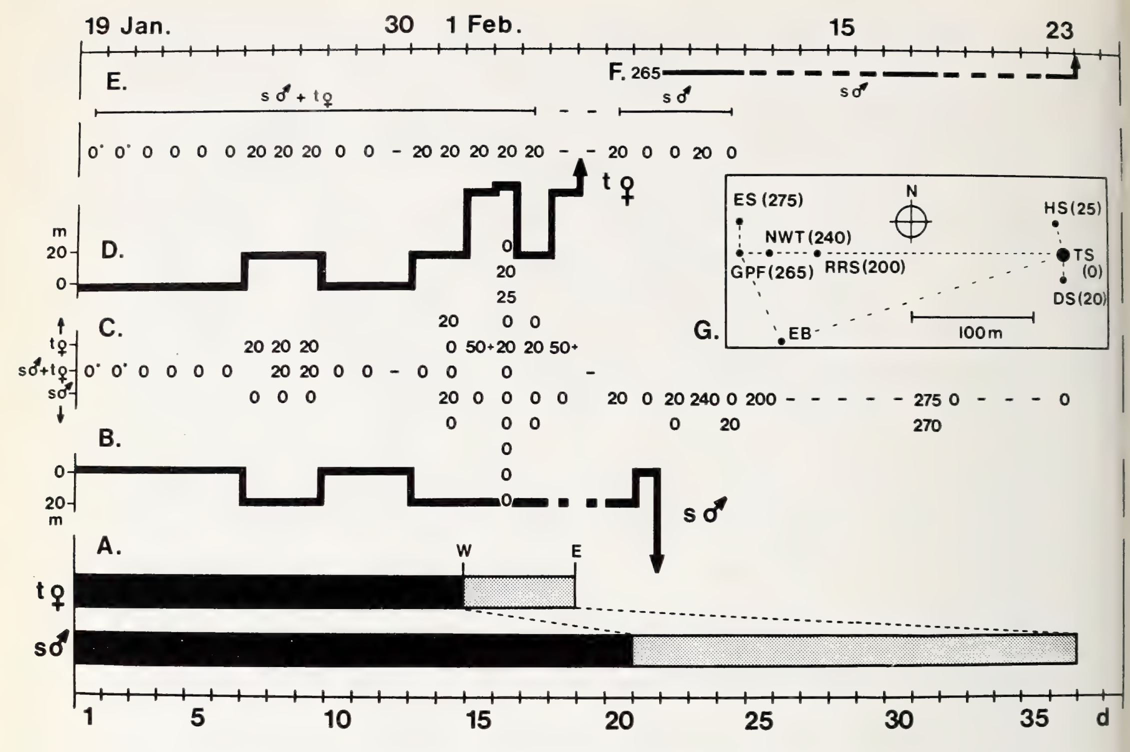


Abb. 9. M. proboscideus. Entwicklung der Zwillinge s♂ und t♀; 19. Jan. — 23. Febr. 1972. A. = Perioden der unbedingten (schwarz) und bedingten (gepunktet) Abhängigkeit von S♀ mit Beginn der Wanderphase (W) und Ende des Familienkontaktes (E). B. = Verlauf des Erkundungsverhaltens von s♂; Maß der Stärke in Meterentfernungen vom Geburtsunterschlupf. C. = Sequenzen der gemeinsam oder getrennt verbrachten Tagesruhe der Zwillinge in verschiedenen Unterschlupfen; 0 = Geburtsunterschlupf TS; alle übrigen in Meterentfernungen von TS angegeben. Die wichtigsten sind in der Skizze G. angeführt. D. = Erkundungskurve von t♀ (vgl. mit B.). E. = Orte der ersten Nachtfütterung in den Unterschlupfen TS und DS von s♂ und t♀ (19. Jan. — 4. Febr.) und s♂ (bis 11. Febr.). F. = Abendlicher Aufenthalt von s♂ im Jagdgebiet GPF (265) vom 8.—23. Febr. G. = Wichtigste Ortsangaben mit ihren Entfernungen vom Geburtsunterschlupf TS (0) in Metern (vgl. auch Abb. 2). Anm. = Die Angaben des Aufenthaltes der Zwillinge am 1. und 2. Lebenstag (0*) beruhen auf Rückschlüssen und nicht auf direkter Beobachtung

ten gelassen ihre erste nächtliche Fütterung von S♀ erwarteten und erhielten (Abb. 9, E., 25. Januar). Für die ganze Zeit ihrer gemeinsamen Abhängigkeit von S♀ fanden sich die Zwillinge jeweils zur ersten nächtlichen Fütterung zusammen in oder vor einem der beiden Unterschlupfe (in TS oder dem 20 m entfernten DS) ein. Das geschah unabhängig davon, ob sie am Tage gemeinsam oder getrennt schliefen und wieviele Ortswechsel jeder vollzog.

Das zuletzt geschilderte Verhalten zeigte, daß beide Geschwister eine genaue Kenntnis der Lage des neu entdeckten Unterschlupfes DS hatten. Ihr *nächtliches Erkundungsverhalten,* das in der Nacht vom 6. zum 7. Lebenstag zur ersten selbständigen Entdeckung eines Unterschlupfes (DS) führte, war synchronisiert, d. h., es wurde unter *sozialer Koppelung* der beiden Tiere durchgeführt. Nachlaufen führte in diesem Alter zum gemeinsamen Erkundungsverhalten, bei dem hauptsächlich die sehr aktive und unternehmungslustige t♀ anführte. Dagegen liefen die Zwillinge bei Gefahr und im Schreck auseinander und duckten sich dann reglos an Steine gedrückt.

Wenig später begann die Phase des solitären Erkundungsverhaltens über die Grenze des gemeinsamen Wohnquartieres um den Geburtsunterschlupf hinaus.

Mit der am 7. Lebenstag in verschiedenen Unterschlupfen verbrachten Tagesruhe hielten die beiden Kurzohrigen Elefantenspitzmäuse erstmals eine zeitlich dauerhafte *Zwillingsdistanz* ein, die sich über einen ganzen Funktionskreis im Tag-Nacht-Rhythmus erstreckte. Die Ereignisse am 15. und 16. Lebenstag sind besonders erwähnenswert. Um diese Zeit erfuhr das nächtliche, jetzt *solitäre Erkundungsverhalten* von t♀ einen beachtlichen Schub (Abb. 9, D.), der weit über das gleichzeitige Niveau des Erkundungsdranges von s♂ (Abb. 9, B.) hinausging. Ohne Veränderung der äußeren Reizlage, besonders ohne Störungen, hatte t♀ mit ihren 15 Lebenstagen die innere Reife für die *Wanderphase* erreicht (Abb. 9, A., Zeitspanne W—E), die besonders durch die nächtlichen, zu selbständigen Erkundungen des weiteren Biotopes führenden Unruhen des Tieres und an dessen 16. Tag auch durch eine ausgesprochene Tagesunruhe mit 6 Ortswechseln gekennzeichnet war (Abb. 9, C. und Platz der ersten Nachtfütterung unter E.).

Von dieser Unruhe, die einen neu erreichten Reifegrad der jungen Kurzohrigen Elefantenspitzmaus charakterisierte, ließ sich der weniger weit entwickelte sechzehntägige s♂ nicht anstecken. Er verbrachte den Tag stationär im gewohnten Geburtsunterschlupf und wechselte erst am Ende des Tages in Erwartung der ersten Nachtfütterung die 20 m zu DS nach Süden. Dabei kam die ortskundige t♀, die ihren letzten Tagesaufenthalt sehr wahrscheinlich in Erwartung der ersten Nachtfütterung nach TS gelegt hatte, ebenfalls mit. Nach einem kurzen Rückgang des Erkundungsdranges am 17. Lebenstag löste t♀ mit einem neuen Lokomotionsschub in der Nacht vom 18. auf den 19. Lebenstag die soziale Bindung zur Mutter und zum Geschwister und wanderte aus dem Wohnareal ihrer Kindheit ab. Sie war in diesem Alter bereits so weit entwickelt, daß ihr Überleben gewährleistet war. Ihr Geschwister s♂ suchte weder nach ihr noch zeigte es die geringsten Anzeichen, daß es sie vermissen würde.

Am Ende des 20. Lebenstages setzte das Wanderverhalten von s♂ ein (Abb. 9, D.), jedoch blieb er zunächst noch sehr ortstreu hinsichtlich seines Tagesaufenthaltes. Das erbrachte weitere interessante Befunde. In Übereinstimmung mit dem entsprechenden Verhalten anderer männlicher Junger stellte diese prolongierte Ortstreue von s♂ möglicherweise eine geschlechtstypische Tendenz dar.

Aus dem bisher geschilderten sozialen Verhalten dieser Familie läßt sich entnehmen: a. Die Jungen erwarteten die erste nächtliche Fütterung durch die Mutter überwiegend dort, wo sie in der vergangenen Nacht gefüttert wurden. Das geschah unabhängig von dem Ort oder den Orten ihres Tagesaufenthaltes und war Ausdruck einer Orientierungsleistung auf der Basis der nachts erworbenen Ortskenntnis. b. Die Mutter zeigte abendlich eine zielgerichtete Orientierung zu jenem Unterschlupf, in dem sie die Zwillinge in der vergangenen Nacht zuletzt fütterte bzw. zurückließ. Die auf einer guten Ortskenntnis und Gedächtnisleistung basierende Orientierungsleistung der Mutter war beachtlich (S. 82). Hatten die Jungen von einem zum anderen Abend ihren Aufenthaltsort für die erste Fütterung gewechselt, fühlten sie sich unsicher. Sie spähten dann oft in Richtung des alten Platzes und liefen im letzten Licht der verblassenden Abenddämmerung vom „falschen" zum „richtigen" Unterschlupf der Mutter entgegen, wenn diese fütterungsbereit vor dem leeren Unterschlupf kurz verharrte. Besonders überzeugend war dieses Verhalten am Abend des 15. Lebenstages, als die Zwillinge nach einem getrennt voneinander verbrachten Tag in der späten Abenddämmerung von ihren jeweiligen Unterschlupfen aus verschiedenen Richtungen und unterschiedlichen Entfernungen nach DS liefen, um dort gemeinsam gefüttert zu werden (Abb. 9, C. und E.).

Grotesk wirkte die Befolgung dieser sozialen Verhaltensregel durch s♂ an seinem 23. Lebenstag. Er hatte den Tag 240 m vom Geburtsunterschlupf in NWT unmittel-

bar am Rande des Futterplatzes GPF verbracht (Abb. 9, F. und G.). Hier sammelte S♀ jeden Abend nach Sonnenuntergang Ameisen, Kleinschmetterlinge und andere Insekten für die erste Nachtfütterung ihres Nachwuchses, und s♂ war ihr hier seit zwei Nächten begegnet. Zu meiner Überraschung wartete er jetzt nicht bequem in NWT auf S♀. Vielmehr rannte er bei Sonnenuntergang die 240 m lange Strecke zum Unterschlupf DS, der allen drei Mitgliedern dieser Mutterfamilie bekannt und oft zur ersten Nachtfütterung benützt worden war. Wäre s♂ in NWT geblieben, hätte er 17 min später die Ankunft von S♀ am Futterplatz GPF wahrnehmen und ausnützen können. Aber dafür nahm er in DS 21 min nach seinem Gewaltlauf die erste Abendmahlzeit von S♀ entgegen, und 33 min danach rannte er wieder die 240 m nach NWT zurück. Gleich darauf traf er sich mit S♀ am 25 m weiter westwärts gelegenen Ameisenplatz. Hier mußte er jedoch sein Futter selbst erjagen. So oft er auch S♀ anbettelte, so oft wies sie ihn entschieden ab und schluckte ihre Ameisenkost um so schneller. Nach der ersten sättigenden Anfütterung in DS war s♂ mittlerweile fähig, seine Kost mit Erfolg selbst zu sammeln, und nach den wiederholten Mißerfolgen beim stürmischen Anbetteln seiner Mutter machte er sich schließlich auch jetzt selbst auf den Fang. Dabei zeigte s♂ eine Vorliebe für Nachtfalter, die er wild, aber noch recht unbeholfen überwältigte und samt den Fügeln verzehrte.

Die Orientierungsleistung von s♂ in der Phase seiner Wanderschaft vom 21. bis 36. Lebenstag war erstaunlich. Sein Erkundungsverhalten führte ihn schließlich auch aus dem ursprünglichen Wohnareal hinaus. Dabei entzog er sich wiederholt meiner Beobachtung. Dennoch kam er vom 21. Lebenstag an jedem Abend zur Futtersuche nach GPF. Trotz seiner weiten Wanderungen kehrte er ortskundig auch immer wieder zum Geburtsunterschlupf TS zurück, in dem er dann zum letztenmal an seinem 36. Lebenstag schlief, ehe er sich für immer der längst sehr abgeschwächten mütterlichen Betreuung entzog und aus dem Wohnareal seiner Kindheit abwanderte. Damit war auch für ihn die *zweite, unabhängige Wanderphase* angebrochen. Zu dieser brachte er eine reiche Erfahrung in thermoregulatorisch schlechten bis guten Unterschlupfen für die Tagesruhe mit.

Das Familienleben der Kurzohrigen Elefantenspitzmäuse läßt sich nach den bisherigen Befunden in zwei Perioden einteilen. Die erste ist die Periode der *unbedingten Abhängigkeit* der Jungen von der Versorgung mit Nahrung durch die Mutter. Sie reicht von der Geburt bis zu Beginn der ersten Wanderphase. Die Jungen wohnen im Geburtsunterschlupf oder wahlweise in einem oder mehreren nahe gelegenen Unterschlupfen, die sie auf ihren noch sehr begrenzten nächtlichen Unternehmungen der Erkundung des Geburtsortes entdecken. In diesem Geburtsquartier (ein Wohnquartier im Sinne der Definition S. 67) werden die Jungen von der Mutter regelmäßig in der Nacht, frühestens in der Abenddämmerung gefüttert. Am Tage kümmert sich die Mutter nicht um ihre Jungen; sie ruht abseits in ihrem eigenen Unterschlupf, der mehrere hundert Meter vom Aufenthaltsort der Jungen entfernt sein kann.

Das *Bettelverhalten* der Jungen besteht aus einem Zulaufen auf die Mutter und dem Auslösen der Futterübergabe. Bei der *Milchfütterung* macht das Junge stochernde Bewegungen mit seinem Rüssel nach der Mammarregion der Mutter, wobei es dieser von vorn zwischen deren Vorderbeinen oder von seitwärts nahe kommt. Diesem Verhalten kann eine kurze naso-nasale Kontaktnahme vorausgehen. Die zur Nährung bereite Mutter richtet auf diese Aufforderung den Vorderkörper auf und erleichtert damit dem Jungen den Zugang zu einer der Mammarwarzen.

Bei der *Mund-zu-Mund-Fütterung* richtet das Junge als Aufforderung zur Übergabe fester Nahrung (breiige Konsistenz) seine stoßenden Rüsselbewegungen nach den Mundwinkeln der Mutter. Wenn diese zur Fütterung bereit ist, übergibt sie mit leicht gedrehtem und geneigtem Kopf das zerkleinerte, eingespeichelte und in den Backentaschen angereicherte Futter. Bei Ablehnung weicht sie seitwärts aus.

Da nach den bisherigen Beobachtungen an wildlebenden Tieren in der Namib die Jungen in dieser Frühphase der Mutterfamilie keine Begegnungen mit den väterlichen oder anderen Tieren der Art hatten, sei nachstehende Feststellung an unseren gekäfigten Tieren als ein bemerkenswertes Kuriosum erwähnt. Das im Käfig geborene Junge *Ombika* ♀ näherte sich in der Zeit ihrer Abhängigkeit von der Mutter B♀ wiederholt dem im gleichen Käfigareal wohnenden Vater B♂. Sie bettelte ihn um Futter an, wenn er in der Nähe und B♀ nicht in Sicht war. Das Junge stocherte dann in der üblichen Weise nach den Mundwinkeln des Vaters (auch männliche Tiere besitzen Backentaschen für die Aufbewahrung von Futter), der jedesmal in aller Friedlichkeit seitwärts auswich. Nach einigen ergebnislosen Bemühungen versuchte dann das Junge in der gewohnten, bei der Mutter erfolgreichen Methode die Mammarwarzen von B♂ zu erreichen. Für jeweils eine kurze Zeit duldete B♂ auch dieses Begehren, bis er schließlich vor dem lästigen Jungen ausriß. Offensichtlich konnte *Ombika* ♀ nicht zwischen B♀ und B♂ unterscheiden. Dieses Verhalten von *Ombika* ist ein wichtiger Hinweis auf die Bedeutung der Isolation der Neugeborenen von Artgenossen durch die Mutter (S. 79), zumal wir bei anderen Käfigtieren auch Kannibalismus feststellten.

An einer *selbständigen Nahrungsaufnahme* gewinnen die jungen Kurzohrigen Elefantenspitzmäuse allmählich und zuerst ein spielerisches Interesse. Ein Weberknecht (Opiliones), der im Geburtsunterschlupf von s♂ und t♀ hauste, blieb genau so wie die gelegentlich auftauchenden Ameisen tagelang unbeachtet. Dann wurde er wiederholt mit zunehmender Neugier beschaut, besonders wenn er im Unterschlupf herumlief. Erst am 14. Lebenstag verfolgte s♂ den Weberknecht, fing ihn und fraß ihn endlich auf.

Die unterschiedlichen Längen der Periode der unbedingten Abhängigkeit der Zwillinge s♂ und t♀ erklären sich auf Grund der unterschiedlichen Entwicklungsgrade der beiden Geschwister und der schnelleren Entwicklung wie auch der größeren Reaktivität von t♀. Ihr Bruder s♂ zeigte mit seiner Ruhe und der starken Bindung an den Geburtsunterschlupf die typischen Merkmale eines gesunden „Nesthäkchens."

Die Periode der *bedingten Abhängigkeit* ist die Zeit der ersten Wanderschaft der Jungen, in der sie noch eine Bindung an ihr Geburtsquartier und zu ihrer Mutter zeigen. In dieser Zeit geht die regelmäßige und intensive Fütterung durch die Mutter zusehends zurück und macht zunächst nach der ersten abendlichen Anfütterung einem sporadischen Nachfüttern Platz, bis die Futterübergabe nur noch zögernd und vereinzelt durchgeführt und schließlich ganz eingestellt wird. Die Kontaktnahme eines Jungen mit seiner Mutter kann noch über den Zeitpunkt der Erreichung der Selbständigkeit eine Weile andauern, wie das bei s♂ zum Ausdruck kam. Das war im wesentlichen durch seine starke Ortsbindung bedingt, bis er schließlich in seiner zweiten, unabhängigen Wanderphase das ursprüngliche Wohnareal verließ. In diesem neuen Lebensabschnitt gründen die jungen Kurzohrigen Elefantenspitzmäuse in der Nähe des Geburtsortes oder in Entfernungen bis zu mehreren Kilometern davon ihre individuellen Wohnareale. Das Lernen und Erkennen von thermoregulatorisch adäquaten Unterschlupfen spielt in dieser Zeit eine große Rolle; ein „instinktives" Erkennen des „richtigen" Unterschlupfes gibt es nicht, und das Junge macht gewöhnlich eine Reihe schlechter Erfahrungen, bis es eine zufriedenstellende Wohnung findet.

Obgleich die soziale Form dieses Familienlebens der Kurzohrigen Elefantenspitzmaus weitgehend auf der Übergabe und Annahme von Futter beruht, ist die Periode des Familienlebens nicht in jedem Falle einfach zu begrenzen. Das angeführte Beispiel wies einen enormen Unterschied in den Längen der Abhängigkeit der beiden Geschwister von der Mutter auf. Das junge Tier t♀ verschwand auch einmal für eine ganze Nacht und einen Tag, kam in der darauffolgenden Nacht wieder zurück und verließ sich erneut auf die mütterliche Betreuung, ehe es mit 18 Lebenstagen ganz seine

eigenen Wege ging (Abb. 9). Das Verhalten des jungen s♂ zeigte dagegen, daß selbst nach Abschluß der Phase der Futterübergabe die Kontaktnahme mit der Mutter weiter anhielt, weil beide Tiere noch eine Zeitlang die gleiche Ortsbindung wahrten. Dabei kam es bei genügender Aufdringlichkeit des Jungen gegenüber S♀ noch gelegentlich zu einer Nahrungsübergabe, bis die sich belästigt fühlende Mutter es vorzog, ihr Jagdgebiet zu verlegen anstatt ihr Junges zu verjagen.

Im Futterareal GPF kam es in der Phase der bedingten Abhängigkeit wiederholt zu Begegnungen zwischen s♂ und seinem Vater S♂. Letzterer duldete meistens die Anwesenheit von s♂ bei der Jagd nach Ameisen und anderen Insekten. Nur einmal sprang er s♂ aus nächster Nähe an, worauf beide Tiere kurz auseinanderliefen. Sehr selten kam es zu einem flüchtigen, prüfenden naso-nasalen Kontakt zwischen den beiden Tieren. Eine soziale Bindung und Kooperation gab es nie; ihre sozialen Kontakte waren Gelegenheitsbegegnungen von kurzer Dauer.

Insgesamt werden die Periode und Intensität des sozialen Kontaktes zwischen den Mitgliedern der Mutterfamilie der Kurzohrigen Elefantenspitzmaus durch eine Reihe von Faktoren beeinflußt, unter denen der variierende Entwicklungsgrad der Neonaten, die unterschiedliche Entwicklungsgeschwindigkeit der Jungen, ihre unterschiedliche Reaktivität auf Umweltreize, das unterschiedliche Fütterungsverhalten der Muttertiere und die alle diese Faktoren beeinflussenden ökologischen Bedingungen noch eingehend zu untersuchen sind.

Diskussion

Wohnsystem, Sozialverhalten und Familie

Die Wohnweise, das soziale Verhalten und die Familienstruktur der Kurzohrigen Elefantenspitzmaus in der Namib sind harmonisch aufeinander abgestimmt und sehr adaptiv unter den Lebensbedingungen in dem ariden Biotop. Die solitäre Lebensweise im dünn besiedelten Lebensraum ermöglicht eine günstige Nutzung der oft kärglichen Nahrungsquellen und begünstigt die Feindvermeidung. Damit ist die Überlebenschance des Individuums positiv beeinflußt. Das Leben in unverteidigten individuellen Wohnarealen und die ausgesprochene Nachbarschaftstoleranz, die notfalls auch Überschneidungen in der Nutzung von Wohnarealen, Wohnquartieren und selbst Unterschlupfen einräumt, hält die intraspezifische Aggression und den damit verbundenen Energieverbrauch auf einem Minimum. Unter den genannten Lebensbedingungen ist das ein großer Vorteil für die Population. Die Struktur der Mutterfamilie ist in höchstem Maße adaptiv für eine ungestörte Entwicklung der Jungen, wobei die Isolierung vor Raubfeinden, besonders geruchlich orientierten Tieren, und wahrscheinlich auch vor fremden Artgenossen ein wichtiger Faktor ist. Damit wird die Propagation der Population und die Kontaktnahme (Genfluß) zwischen benachbarten Populationen gesichert.

Die spezialisierte Lebensweise der Kurzohrigen Elefantenspitzmäuse wird durch eine Reihe adaptiver Differenzierungen begünstigt. Ihr Nahrungserwerb ist dem Wüstenbiotop angepaßt, in dem die Nahrungstiere in spärlicher Verteilung weit verstreut leben und überwiegend nachts aktiv sind. Energie einsparend ist die Synchronisierung der sozialen Kontaktsuche mit der nächtlichen Nahrungsaufnahme. Ein Nahrungsmangel, wie er durch lange Trockenzeiten häufig vorkommt, wird durch ein sehr flexibles thermoregulatorisches Verhalten ausgeglichen, und notfalls wandern die Tiere ab. Das thermoregulatorische Verhalten erlaubt den Tieren auch eine rasche Nutzung oder Vermeidung der oft extrem fluktuierenden Temperaturen bei hoher Einstrahlung am Tage und starker Ausstrahlung der Wärme in der Nacht. Die soziale Isolation der zerstreut lebenden Tiere wird durch ihre differenzierten, anpassungs-

fähigen und schnellen Lokomotionen, durch ausgezeichnete Orientierungsleistungen, durch ein rasches Erkennen des Artgenossen und durch ein gutes Erinnerungsvermögen hinsichtlich des Ortes, der Wohnstruktur und Wechsel, sowie fremder Artgenossen und bekannter Kumpane überbrückt. Ebenso beachtlich wie die schnelle und sichere Motorik sind die Leistungen dieser Tiere hinsichtlich des Geruchs-, Gesichts-, Tast- und Gehörsinnes, wie auch der akustischen Signalisierung, die hierbei in den Einsatz kommen.

Es ist festzuhalten, daß die Differenzierung des Sozialsystems der Kurzohrigen Elefantenspitzmaus auf die ökologischen Bedingungen des ariden Lebensraumes ausgerichtet ist. Im Gegensatz hierzu können die Sozialsysteme anderer Tierarten, die in ihrer Existenz weniger umweltabhängig sind, mehr auf die Sozietät bezogen sein, so wie das beim heutigen Menschen die differenzierteste Ausbildung erfahren hat. Bei der Kurzohrigen Elefantenspitzmaus gibt es keine Gesellschaftsordnung oder -form über dem Familiensystem.

Das Wohngefüge von *M. proboscideus melanotis,* eine Aufteilung des Wohnbezirkes in individuelle, etwa 1 km^2 große Wohnareale mit Wohnquartieren, Unterschlupfen und Wechseln, das wir auf den offenen Flächen der Namib vorfanden, war gleichartig bei den Tieren eines Wohnbezirkes im Vorgebirge der Großen Randstufe. Es ist mir unbekannt, ob es sich auch an anderen Stellen des von der Art besiedelten Gebietes in Südwestafrika so verhält und ob die Wohnweise von *M. p. proboscideus* und *M. p. hewitti* südlich des Oranje gleich- oder andersartig ist. Die Buschveld-Elefantenspitzmaus, *Elephantulus intufi,* trafen wir im Inland Südwestafrikas in Bergdistrikten der Bezirke Okahandja und Omaruru mancherorts in kleinen Aggregationen und in größeren Ballungen an als *M. p. melanotis* in unserem Beobachtungsgebiet in der Namib. Die Möglichkeit einer Fluktuation der Wohnweise letzterer unter abgeänderten ökologischen Bedingungen soll deshalb nicht von vornherein ausgeschlossen werden. Allerdings haben auch alle unsere gekäfigten *M. p. melanotis,* die paarweise nach vertrauten Partnern und begreiflicherweise in kleinen Arealen gehalten werden, eine solitäre Lebensweise gezeigt, die nur unter den gleichen Bedingungen wie bei den wildlebenden Tieren (S. 77) für kurze Zeiten aufgegeben wird. Bei einer längeren Assoziation zweier Tiere besteht stets der Verdacht einer unter Käfigbedingungen prolongierten Mutter-Kind-Beziehung. Man kann aus diesen Befunden vorläufig schließen, daß zumindest bei dieser Rasse die Tiere selbst unter drastischer Reduktion der Größe der Wohnareale eine solitäre Lebensweise wahren. Danach wäre diese wenigstens eine rassenspezifische Eigenart.

Außerhalb des Sexualzyklus folgt das Sozialverhalten der Kurzohrigen Elefantenspitzmaus weitgehend der Regel: schnelles Erkennen und Vermeiden des Artgenossen und selbst des vertrauten ‚Partners' (s. S. 78) unter Beibehaltung einer Sozialdistanz und der individuellen Motivation. Damit sind intraspezifische Reibungen und Energieverluste weitgehend unterbunden, was bei den langen Trockenzeiten von beträchtlichem adaptivem Vorteil ist. Wenn es zu Konfrontationen kommt, etwa bei schlechter Ernährungslage nachts am gleichen Futterplatz, genügt den Tieren die Restaurierung der geringen Sozialdistanz von 20 bis 30 m. Wenn zwei Tiere sich zu nahe kommen, kann das dominante Tier aus nächster Nähe plötzlich und ohne warnende Schaustellung auf das fremde Tier springen, oder es jagt dieses unvermittelt davon. Mit der von einigen Furchtrufen begleiteten Flucht des Eindringlings ist dieses agonistische Verhalten in wenigen Augenblicken beendet. Wenn es wiederholt wird, läuft es eben so schnell wieder zu Ende. Das für die Macroscelididae charakteristische *Erregungs-* und *Warntrommeln* mit einem Hinterbein ist bei dieser Art reduziert und spielt nicht die Rolle, die es bei anderen Elefantenspitzmäusen einnimmt. Wenn es in intraspezifischen agonistischen Situationen überhaupt wirksam ist, kann es nur auf kürzeste Entfernung Signalwirkung haben. Verletzungen durch derartige innerartliche aggressive Aktionen

haben wir weder bei wildlebenden noch bei unseren gekäfigten *M. p. melanotis* festgestellt. Dagegen beobachteten wir bei unseren gekäfigten *E. intufi*, die in Aggregationen bis zu 6 Tieren überwiegend friedlich zusammen lebten, in gelegentlichen und wahrscheinlich unter dem Einfluß sexueller Motivation ausgelösten aggressiven Ausbrüchen Beißereien, die vornehmlich auf den Schwanz des Unterlegenen gerichtet waren. ERNA MOHR (pers. Mitt.), die unsere Tiere über mehrere Jahre hielt, als wir andere Aufgaben übernehmen mußten, fand schließlich in der Länge der zerstümmelten Schwänze einen direkten Ausdruck für die Rangstellung der Tiere in der Gruppe.

Die Beschränkung der Gruppenbildungen auf 1. *Paarung* während der im gesamten Jahreszyklus extrem kurzen Balzphase, 2. *Mutterfamilie* während der Aufzucht der als Nestflüchter geborenen Jungen und auf die zur gleichen Zeit auftretende 3. *Geschwistergemeinschaft* ist meines Erachtens ein Resultat einer langen und strengen etho-ökologischen Korrelation. Das Familiensystem und dessen Struktur lassen sich als stammesgeschichtliches Ergebnis (s. folgenden Abschnitt) deuten, das ökologisch beeinflußt ist. Letzeres kam in den Erörterungen der Vorteile der geruchlichen Isolation zur Feindvermeidung und zur Unterbindung einer zu frühen Konfrontation mit fremden Artgenossen (die Möglichkeit eines Kannibalismus ist durch entsprechende Befunde an Käfigtieren gegeben!) zur Sprache.

Die soziale Organisation der Kurzohrigen Elefantenspitzmaus in phylogenetischer Sicht

Ein Vergleich der Sozialstrukturen wildlebender Kurzohriger Elefantenspitzmäuse mit denen verwandter Arten, insbesondere niederer Primaten, ist bis jetzt nur hinlänglich möglich. Bei den meisten Arten liegen keine oder keine ausreichenden Befunde an wildlebenden Tieren vor. Aus stammesgeschichtlich naheliegenden Gründen (siehe Einleitung) sei zunächst die Gruppenstruktur unserer *M. p. melanotis* mit der des Spitzhörnchens *Tupaia glis* (syn. *T. belangeri*) verglichen, von dem MARTIN (1968) eine umfangreiche Untersuchung an gekäfigten Tieren durchgeführt hat.

Die wichtigsten Übereinstimmungen in der sozialen Organisation dieser beiden Arten liegen in der Form und Größe der Gruppen. Bei beiden ist die Sozietät adulter Tiere auf das *heterosexuelle Paar* beschränkt (♀♀-Paare bleiben hier als wahrscheinliche Gefangenschafts-Artefakte unberücksichtigt), das bei *M. p. melanotis* nur kurzfristig zur Balzzeit zusammenhält, bei *T. glis* jedoch von dauerhaftem Bestand zu sein scheint. Bei der Kurzohrigen Elefantenspitzmaus bleibt die Paarbindung mitunter trotz ausgeprägter Promiskuität insoweit latent erhalten, als die während der ungeschlechtlichen Phasen ortstreu bleibenden Tiere auf Nachbarschaftsdistanz wohnen, sich kennen und in der nächsten Balzphase wieder paaren. Diese Form des Paarungssystems von *M. proboscideus* kann man als das Ergebnis einer strengen Selektion für ein solitäres Leben unter den Bedingungen der extrem ariden Namib werten.

Die zweite Übereinstimmung beider Arten liegt in der *Mutterfamilie*, der *Setzdistanz* und des Systems des *Absentismus* der Mutter von den Jungen. Im Unterschied zur Vermeidung von Geruchsmarken im und am Geburtsunterschlupf der jungen Kurzohrigen Elefantenspitzmäuse ist das Kindernest von *T. glis* sehr stark mit dem Kot und Urin der Jungen imprägniert. Für einen ausgesprochenen Nesthocker ist das eigenartig.

Die Andeutung einer Elternfamilie in der Zeit der Auflösung der Mutterfamilie bei *T. glis* könnte ein Gefangenschafts-Artefakt bei mangelnden Dispersionsmöglichkeiten der Tiere und damit ohne phylogenetische Bedeutung sein. Am ehesten läßt sich dieses Verhalten mit dem Kurzohriger Elefantenspitzmäuse vergleichen, wenn das juvenile Tier gegen Ende seiner Abhängigkeit von der Mutter nachts auch dem Vater begegnet (S. 88).

Tabelle 2

Vergleich der sozialen Organisation wildlebender *Macroscelides p. melanotis*[1] mit der gekäfigter *Tupaia glis*[2]

Ergänzt mit einigen Befunden an gekäfigten Kurzohrigen Elefantenspitzmäusen

	M. p. melanotis	*T. glis*
1. Vorherrschende Lebensweise	solitär, überwiegend nachts aktiv	solitär oder gepaart; tagaktiv
2. Gruppe adulter Tiere: Paar	1,1 (♂—♀) Balz; wenige Tage	1,1 (♂—♀) gesamte Fortpfl.zeit
3. Familiengruppe		
a. Mutterfamilie	♀ + 1—2 inf.; 18—36^{d} System: ♀-Absentismus	♀ + 2—3 inf.; 36^{d} System: ♀-Absentismus
b. Elternfamilie	—	Anzeichen: Inf. mit Eltern im gleichen Nest, 33.—36.^{d}
Nestbau	—	Laubnest
Setzdistanz	bis mehrere hundert Meter, z. B. 240 m	im Käfig separates Kindernest
Entwicklungsstand der Neonaten	Nestflüchter, ortstreu	Nesthocker, 33^{d}
Versorgung der Jungen mit Futter		
a. durch Mutter	nachts; Beginn in 24^{h}-Intervallen; 18—36^{d} Stillen und Mund-zu-Mund-Fütterung	einmal in 48^{h} oder 24^{h}; 36^{d} Stillen, keine Mund-zu-Mund-Fütterung
b. durch Vater	—	—
Transport d. Jungen	Mundtransport durch Mutter	—
Eintragen d. Jungen	durch Mutter in den Unterschlupf	
Verhalten d. Jungen		
a. Aufforderung zum Stillen	Stoßen mit Rüssel nach der Mammarregion der Mutter	?
b. Betteln um Futterübergabe	Stoßen mit Rüssel nach Mundwinkel der Mutter	Maul-Lecken an der Mutter. (Funktion unbekannt, keine Reaktion)
c. Beginn d. Erkundungsverhaltens	1. — 2.^{d} oder später	34.^{d}
d. Beginn der Wanderschaft	15. — 21.^{d}	34.^{d}
e. Ende der Entwöhnung	18. — max. 36.^{d}	36.^{d}
f. Nachfolgereaktion der Jungen untereinander	1.^{d} bis Ende der abhängigen Wanderschaft	?
4. Ergänzungen		
♀♀-Paare	gelegentlich im Käfig	gelegentlich
Kannibalismus	1.^{d} der Jungen im Käfig	1. — 2.^{d}
Geburtenfolge (Mittelwerte)	76^{d} bei Käfigtieren	45^{d}

^{d} = Tage.
[1] nach vorstehenden Befunden, sowie Sauer und Sauer 1971, Sauer 1972. — [2] nach Martin 1968.

Eine Reihe von Unterschieden in den Sozialorganisationen der beiden Arten lassen sich zweifellos an Hand des unterschiedlichen Entwicklungsstandes der Neonaten und der verschiedenartigen Biotope erklären. Aber gerade aus diesen Gründen sind die vorhandenen Übereinstimmungen besonders hervorzuheben und meines Erachtens auf der Basis der stammesgeschichtlichen Verwandtschaft der beiden Arten zu deuten.

Die Suche nach vergleichbaren Sozialsystemen bei den lorisiformen und lemuriformen Prosimieren stößt auf Schwierigkeiten, die zum großen Teil auf mangelnden Untersuchungen beruhen. Allgemein gesehen steht der Sozialisierungstrend der Lorisiformes und Lemuriformes nicht im Einklang mit den unter sich sehr gut übereinstimmenden Sozialsystemen von *M. proboscideus* und *T. glis.* Jolly (1972) hat in ihrer Zusammenstellung der Literatur zur Evolution des Primatenverhaltens Übersichten der Gruppengrößen und in bescheidenem Umfange über die Strukturen einiger Primatengruppen gegeben. Ihre Angaben über die Gruppengrößen sind im Zusammenhang mit unserer Diskussion nur begrenzt verwertbar, da sie keinen Hinweis auf die verschiedenen Formen der Gruppierungen gibt. Die Loris und Pottos sind überwiegend solitär; bei den Galagos geht die Gruppengröße über das heterosexuelle Paar und über die Familie hinaus. Nur für Demidoffs Galago gibt Jolly als Gruppengröße 1–2 an, was aber durch ihre Bemerkung „innere Harem-Struktur" und die Feststellung einer Gruppenzusammensetzung von 1 ♂ + 2 ♀♀ nichtig gemacht wird. Unter den Lemuren führt Jolly nur für den Mauslemur eine Gruppengröße von 1–2 an, die ebenfalls unter den Angaben über dessen Gruppenaufbau mit 1 ♂ + 2 ♀♀ wieder negiert wird. *Daubentonia* steht als einziger lemuriformer Primat mit einer solitären Lebensweise in Jolly's Liste. Damit paßt kein bisheriger Befund über die Sozialorganisation dieser Prosimier zu denen der beiden zum Vergleich herangezogenen Arten. Vielleicht wird sich durch umfangreiche Untersuchungen an *Daubentonia,* den Loris und Potto Arten herausstellen, daß deren Sozialsysteme denen von *T. glis* und *M. proboscideus* am ähnlichsten sind.

Nach unseren Untersuchungen an *Galago senegalensis bradfieldi* und *G. crassicaudatus monteiri* (Sauer u. Sauer 1963; Sauer 1967a, b, 69) gibt es bei diesen beiden Arten solitär lebende Tiere, Paare, Mutterfamilien und darüber hinaus die gemischte Gruppe adulter und juveniler Tiere bis zu der bei *G. s. bradfieldi* in Südwestafrika nachgewiesenen Größe von 9 adulten Tieren. Mit diesen Gruppenformen ist ein für die Prosimier typischer Entwicklungstrend gekennzeichnet, der in der Evolution der Primaten eine große Rolle gespielt hat. Die Sozialorganisation von *M. proboscideus* und *T. glis* hat diese Sozialisierungsstufe nicht erreicht und unterscheidet sich davon durch eine stammesgeschichtlich primitivere Form *und* durch eine unter dem Druck selektiver Kräfte spezialisierte Sozialisierung. Es ist wahrscheinlich, daß diese beiden Charaktere keine Alternativen sind, sondern daß eben im Vergleich mit dem Primaten-Trend die Sozialorganisationen von *Macroscelides* und *Tupaia* primitiv und zugleich spezialisiert sind.

Der Streit, ob die Tupaiidae zu den Primaten oder Insektivoren zu stellen sind, wird mit dieser Feststellung nicht beeinflußt; letztlich ist die taxonomische Kennzeichnung dieser Familie und ihre systematische Einstufung im „Übergangsfeld" des Insektivoren-Primaten-Komplexes eine Ansichtssache. Viel wichtiger ist dagegen die Feststellung, daß die Sozialsysteme von *Macroscelides* und *Tupaia* in den wesentlichen Parametern übereinstimmen und daß damit die Verhaltensorganisation die morphologischen und anatomischen Hinweise auf eine Verwandtschaft der Macroscelididae und Tupaiidae unterstützt.

Die Frage nach dem Anschluß des Sozialsystems von *Macroscelides proboscideus* „nach unten" ist gegenwärtig ebenfalls nur summarisch zu beantworten. Auch hier fehlen detaillierte Untersuchungen (s. Herter 1957; Eisenberg 1966). In großem Umfange kann man Eisenberg's allgemeine Feststellung akzeptieren: „The insecti-

vores do not seem to exhibit any social grouping other than a brief pair association and the mother-family unit." Danach stehen die Sozialsysteme von *M. p. melanotis* und *T. glis* in Einklang mit dem basalen Muster des Sozialverhaltens der Insectivora. Wie EISENBERG (1966) weiter aufweist, gibt es jedoch davon einige Abweichungen. Bei *Solenoden paradoxus, Tenrec ecaudatus* und *Cryptotis parva* besteht wahrscheinlich eine lockere Verbindung zwischen ♂ und ♀ während der Jungenaufzucht. Diese Form des Sozialverhaltens entspricht genau der von *M. p. melanotis,* wenn die beiden Geschlechtspartner (z. B. S♂ und S♀, S. 75) eine lockere Verbindung abseits des Geburtsortes der nur von dem ♀ betreuten Jungen auf Grund ihrer nachbarlichen Wohnweise und Toleranz halten. Bei *Hemicentetes semispinosus* wurde unter Käfigbedingungen eine Assoziation des adulten ♀ mit zwei Generationen von Jungen nachgewiesen, und *Neurotrichus gibbsii* wurde auf Wanderschaft in lockeren Aggregationen angetroffen. In den beiden letzten Beispielen sehe ich die Wurzel einer über die Familie hinausragenden Gesellschaftsstruktur, für die *M. p. melanotis* gewissermaßen die Bereitschaft auf Grund ihrer sozialen Differenzierung und Toleranz besitzt, die jedoch unter den Bedingungen ihrer Einpassung in eine aride Umwelt nicht zur Entfaltung kommen kann. Unsere Beobachtungen an *Elephantulus intufi* (S. 89) bestätigen das Vorkommen derartiger Aggregationen bei den Macroscelididae.

Abschließend stelle ich fest, daß das System der sozialen Organisation der Kurzohrigen Elefantenspitzmaus *(Macroscelides proboscideus)* — und genauso das der Spitzhörnchen *(Tupaia glis)* — in den wesentlichen Grundzügen dem der Insectivora entspricht und nicht bei dem der Primates liegt.

Danksagung

Das feldbiologische Projekt wurde zum Teil durch Beihilfen vom Zoologischen Forschungsinstitut und Museum Alexander Koenig sowie von der Stiftung Alexander Koenig unterstützt. Für die Ermöglichung der Studien im Namib-Wildschutzgebiet danke ich Herrn B. J. G. DE LA BAT, Direktor der Naturschutzbehörde Südwestafrikas. Wie zuvor trugen meine Freunde Dr. A. M. WEBER, Direktor des Museums und der Gesellschaft für Wissenschaftliche Entwicklung Swakopmund, und HANS KRIESS, Swakopmund, in uneingeschränkter Hilfsbereitschaft zum Gelingen des Forschungsprojektes bei. Ihnen und meinen übrigen Freunden und Bekannten in Swakopmund, die wieder ein stimulierendes Interesse an meinen Arbeiten zeigten, gilt mein bester Dank.

Zusammenfassung

Das Sozialverhalten wildlebender Kurzohriger Elefantenspitzmäuse der gegenwärtig als *Macroscelides proboscideus melanotis* bezeichneten Unterart ist der Gegenstand dieser feldbiologischen Untersuchung in der Namib, Südwestafrika. Einleitend wird die Stellung der Macroscelididae im Insektivoren-Primaten-Komplex erörtert.

M. proboscideus lebt innerhalb des *Wohnbezirkes* der Population im unverteidigten individuellen *Wohnareal* von etwa 1 km². Darin liegen ein bis meistens mehrere *Wohnquartiere* mit einer Anzahl von *Unterschlupfen* unter Granit- oder Kalkgestein, in Erdlöchern unter Büschen und in verlassenen Erdbauten von Gerbilliden und Surikaten. Die Unterschlupfe sind Schlaf- und Zufluchtsorte; sie bieten Sicherheit vor größeren Raubfeinden und sind für das thermoregulatorische Verhalten der Tiere von großer Bedeutung. Die Wohnareale schließen auch die *Jagdgebiete* für die nächtliche Suche nach Insekten und anderen Tieren ein. Neben tierischer Nahrung nehmen die Kurzohrigen Elefantenspitzmäuse auch pflanzliche Kost auf. Ihr Verhalten am Tage besteht weitgehend aus Ruhen und Aktivitäten des Räkelkomplexes. Die Unterschlupfe und die schnellen Verbindungsstrecken zu den Jagdgebieten sind oft durch ausgelaufene *Wechsel* der sehr ortssteten Tiere gekennzeichnet.

Als Grundlage der sozialen Kontaktnahme werden die *Dispersion* der Tiere eines Wohnbezirkes, ihre Sozialdistanzen sowie die ökologische Lage und Isolation des Biotopes erörtert. Die Verteilung der adulten Stammpopulation im Wohnbezirk ist ungleichmäßig, was vor allem durch die Lage der bevorzugten Wohnquartiere auf den flachen Granit-Grus-Rücken zwischen den breiten sandigen Talungen bedingt ist. Daneben liegen Wohnquartiere auch mitten in den Trockenflußbetten. Entsprechend der Größe und Struktur der Wohnareale ist

eine soziale Kontaktnahme zwischen den solitär lebenden Tieren noch auf Entfernungen um 1000 m gesichert. Der Modus der Sozialdistanz, d. h. der Entfernung zwischen den bevorzugten Wohnquartieren nächster Nachbarn, liegt bei 300 m. Bei mangelndem Sozialkontakt über längere Zeit wandern isolierte Tiere ab. Ebenso können sie durch Nahrungsmangel zur Emigration getrieben werden.

In der Zeit sexueller Ruhe leben die Kurzohrigen Elefantenspitzmäuse *solitär*, selbst wenn zwei Tiere auf Grund der Umweltbedingungen gezwungen sind, ihre Wohnareale oder Wohnquartiere zu teilen. Während der Fortpflanzungszeit kommt es für die Dauer der Balz kurzfristig zur *Paarbildung* zwischen ♂ und ♀. Eine dauerhafte Paarbindung wurde nicht festgestellt, vielmehr ist das ♂ für sukzessive Paarungen mit partnerlosen ♀♀ bereit. Durch Ortstreue und soziale Toleranz kann zwischen zwei Partnern ein loser Kontakt ohne soziale Kooperation über einen Fortpflanzungszyklus hinaus bestehen (latente Paarung).

Die *Mutterfamilie* ist die nachweislich einzige Familienorganisation und gleichzeitig die differenzierteste Sozietät der Kurzohrigen Elefantenspitzmaus im Beobachtungsgebiet in der Namib. Das ♀ bringt ihre ein bis zwei Jungen abseits ihrer eigenen Wohnung in einem Unterschlupf zur Welt, der in einem vegetations- und nahrungsarmen Gebiet innerhalb ihres Wohnareales liegt. Die Jungen sind darin vor Raubfeinden und wahrscheinlich auch vor fremden Artgenossen geruchlich isoliert. Die *Setzdistanz* kann mehrere hundert Meter betragen, im angeführten Beispiel 240 Meter.

Die Struktur der Mutterfamilie mit ihrem System des *mütterlichen Absentismus* ist adaptiv und verlangt von den Jungen vom ersten Lebenstag an ein differenziertes thermoregulatorisches Verhalten. Die Jungen werden vom ersten Lebenstag an tagsüber sich selbst überlassen, während die Mutter die Tagesstunden in ihrem eigenen Unterschlupf verbringt und ihre Kinder nur nachts kurz zum *Stillen* und zur Versorgung mit festem Futter aufsucht. Letztere beginnt mit dem 5. Lebenstag der Jungen. Die Mutter reichert zerkleinertes und eingespeicheltes Insektenfutter in den Backentaschen an und übergibt es ihren Jungen in kleinen Portionen in einer *Mund-zu-Mund-Fütterung.* Als *Betteln* wird das Stoßen der Jungen mit dem Rüssel nach der Mammarregion und nach den Mundwinkeln der Mutter beschrieben.

Die Leistungen der Mutter bei der Fütterung der Jungen sind beachtlich. Im erwähnten Beispiel mit einer Entfernung von 265 m vom Ort der Nahrungsaufnahme zum Unterschlupf der Jungen betrug an deren 10. Lebenstag die Laufleistung der Mutter im Mittel 2,5 km/h, wobei sie mit einer mittleren Laufgeschwindigkeit von 5,5 m/sec rannte und die Jungen in 80 min sechsmal fütterte. Die Futteraufnahme zur Selbstversorgung und zur Fütterung der Jungen beginnt das ♀ abends mit Eintritt der Bürgerlichen Dämmerung. Form und Wechsel im Rhythmus der Futteraufnahme werden beschrieben.

Die Entwicklung der als *ortstreue Nestflüchter* geborenen Jungen verläuft über eine 14—20 Tage dauernde Phase der *unbedingten Abhängigkeit,* in der sich die Jungen unter relativ loser sozialer Kontaktnahme zu einer *Geschwistergemeinschaft* vereinigen und mitunter auf *Zwillingsdistanz* im und in der Nähe des Geburtsunterschlupfes aufhalten und nachts ihre ersten, voneinander abhängigen Erkundungen der näheren Umgebung des Geburtsortes durchführen. Ihr folgt die Phase der *bedingten Abhängigkeit,* die durch das solitäre Erkundungsverhalten, durch Wanderungen sowie durch einen Rückgang der Futterversorgung durch die Mutter gekennzeichnet ist. Sie endet mit der Selbständigkeit und dem Abwandern der Jungen im Alter von 18 oder spätestens 36 Lebenstagen.

Ein Vergleich des Sozialsystems von *M. proboscideus* mit denen verwandter Arten zeigt eine gute Übereinstimmung mit dem des Spitzhörnchens *(Tupaia glis)* und unterscheidet sich von der durch einen Entwicklungstrend zur überfamiliären Sozialisierung gekennzeichneten Sozialorganisation der Prosimier sowohl durch seine Primitivität als auch seine Spezialisierung. Ein weiterer Vergleich zeigt, daß das System der sozialen Organisation von *M. proboscideus* der für die Insectivora typischen Sozialisierungsstufe entspricht. Dagegen erreicht *Elephantulus intufi* mit der Bildung überfamiliärer Gruppen ein weiteres Niveau der Sozialisierung. *M. proboscideus* besitzt dazu die Bereitschaft in der Form ihrer sozialen Toleranz, die jedoch unter den Bedingungen des ariden Lebensraumes in Schranken gehalten wird.

Summary

The Social Behaviour of the Short-Eared Elephant-Shrew, Macroscelides proboscideus

The subject of this field study in the Namib of South West Africa is the investigation of the social pattern of wild *M. proboscideus* presently attributed to the subspecies *melanotis.* The systematic position of the Macroscelididae within the Insectivora-Primates complex is reviewed.

The distribution of *M. proboscideus* is frequently disjunct. The range of a population is called a *district.* Within it the animals occupy undefended individual *home ranges* of

approximately 1 km² each. A home range encompasses one to mostly several *living quarters,* each with a number of *shelters* under granite or limestone rocks, in holes under low bushes, or in burrows vacated by gerbils or suricates. *M. proboscideus* burrows excellently and with great speed in relatively soft substrates. The shelters are used for the diurnal rest, thermoregulation, and protection from predators such as Black-backed Jackals and raptorial birds. The home range includes also *hunting grounds* for the collection of insect and other animal food during the largely nocturnal hunting periods. The diet is also supplemented with vegetable matter. *Patch tracks,* well worn from long and steady use, serve as runways between the shelters and the feeding areas.

The pattern of *dispersal* of the resident adult animals of a population and the ecological condition of the district are outlined to form the basis for an evaluation of the social pattern of *M. proboscideus.* The distribution of the animals is unequal due to the disparate distribution of the rock shelters that are located mostly in clusters on the granite-grus flats between the wide, shallow, and sandy drainage courses. Some living quarters are located right in the middle of the dry river beds. Occasional social contact between neighboring animals living at distances of up to about 1 km appears to assure residency. The mode of the social distance, expressed as the linear distance between the core areas of the two closest neighbors, measures 300 m. Isolated animals lacking social contact for a length of time migrate from their home ranges.

During the period of sexual inactivity *M. proboscideus* lives a *solitary* life. Two animals that are forced to share overlapping home ranges or living quarters for the lack of sufficient numbers of shelters maintain social distance from each other.

During the reproductive cycle, the search for social contact is performed predominantly by the sexually motivated ♂♂ and less frequently by isolated ♀♀. *Pair-formation* as a social configuration is restricted to courtship during which a ♂ and ♀ may utilize the same shelter for several days. *Courtship* consists largely of circling, the ♂ following his mate in naso-genital contact until copulation is assumed. Afterwards the ♂ is free for successive matings with other single ♀♀. Site-tenacity and social tolerance, however, lead to a loose contact between neighboring partners beyond one reproductive period (latent pair-bond).

The *mother-family* with a *♀-absentee system* is the only known family unit and also the most complex group found in *M. proboscideus* in the Namib study area. The one or two precocial young are born and reared in a seperate shelter; no nest is built. The *birth-distance* may measure up to several hundred meters, e. g. 240 m. The birth-shelter is located in a barren area within the home range of the ♀. The adaptive significance of this is the olfactory isolation of the infants from predators and, probably, from strange conspecifics (the possibility of cannibalism being suggested by the behavior of captive animals).

The young *M. proboscideus* are left to themselves during daytime. They are visited by the mother only at night, beginning about the time of Civil Twilight, for the purpose of nursing and the supply with solid food stuffs. The latter commences on the 5th day of the infants. The mother collects insect food which is shredded, mixed with saliva, stored in her cheekpouches, and swiftly carried to the infants. The food is then transferred mouth-to-mouth. The infants trigger nursing and feeding by pushing their short trunks repeatedly into the mammary region of the mother and the corners of her mouth, respectively.

The overall efficiency of the mother during the period of caretaking is remarkable. In the case under study, the ♀ had to run a distance of 265 m from the place of the uptake of food to the shelter of her twins. On their 10th day, the mother accomplished six feedings within 80 min, running an average of 2.5 km/h with a mean speed of about 5.5 m/sec. The pattern of feeding and its change in the ♀ under the impact of food supplies to the infants are discussed.

The *absolute dependency* of the precocial young lasts for 14 to 20 days during which their site-tenacity is very pronounced. During daytime twins may maintain a loose social contact or rest at twin-distance. The action of the sibling-group is particulary evident at night during the short explorations of the surroundings of the birth-shelter. The following period of *limited dependency* is marked by an ever decreasing food-supply from the mother and the onset of the solitary exploratory and migratory behavior. This phase ends with the emigration of the juveniles from their birth-range at as early an age as 18 days or as late as 36 days.

The social system of the Short-eared Elephant-Shrew is compared with that of related species. Its basic pattern compares well with that of the Tree-Shrew, *Tupaia glis.* It differs from that of the lorisiform and lemuriform prosimians which, apart from the existence of comparable mother-family units, is characterized by the typical developmental trend of socialization above the level of the family-organization. Basically, the social system of *M. proboscideus* reflects the social level reached by the insectivore mammalian stock. On the contrary, *Elephantulus intufi* reaches a further level of socialization with the formation of super-family

groups. *M. proboscideus* does show the social tolerance to accomplish the same group formation, but appears to be prevented from achieving it as a result of the living conditions in its arid habitat.

Literatur

BUTLER, P. M. (1956): The skull of *Ictops* and the classification of the Insectivora. Proc. Zool. Soc. London **126**, 453—481.

CARLSSON, A. (1909): Die Macroscelididae und ihre Beziehungen zu den übrigen Insectivoren. Zool. Jb. (Systematik) **28**, 349—400.

— (1922): Über die Tupaiidae und ihre Beziehungen zu den Insectivora und den Prosimiae. Acta Zool. **3**, 227—270.

CORBET, G. B.; HANKS, J. (1968): A revision of the Elephant-Shrews, Family Macroscelididae. Bull. Brit. Mus. nat. Hist. (Zool) **16**, 47—112.

EISENBERG, J. F. (1966): The social organizations of mammals. In: Handbuch der Zoologie **8**, 1—92, Berlin: W. de Gruyter.

EVANS, F. G . (1942): The osteology and relationships of the Elephant-Shrews (Macroscelididea). Bull. Amer. Mus. Nat. Hist. **80**, 85—125.

FITZINGER, L. J. (1867): Über die natürliche Familie der Rohrrüßler (Macroscelides) und die derselben angehörigen Arten. Sitzb. d. k. Akad. d. Wissensch. 1. Abth., **56**, 1—28.

FLOWER, W. H. (1870): An introduction to the osteology of the Mammalia. London: Macmillan.

— (1883): On the arrangement of the orders and families of existing Mammalia. Proc. Zool. Soc. London 1883, 178—186.

FRECHKOP, S. (1931): Note preliminaire sur la dentition et la position systematique des Macroscelididae. Bull. Mus. Roy. d'Hist. nat. de Belgique **7**, 1—11.

GREGORY, W. K. (1910): The orders of mammals. Bull. Amer. Mus. Nat. Hist. **27**, 1—524.

HAECKEL, E. (1866): Generelle Morphologie der Organismen. II. Berlin.

HEDIGER, H. (1941): Biologische Gesetzmäßigkeiten im Verhalten von Wirbeltieren. Mitt. naturf. Ges. Bern 1940.

HERTER, K. (1957): Das Verhalten der Insektivoren. In: Handbuch der Zoologie **8**, 1—50, Berlin: W. de Gruyter.

JOLLY, A. (1972): The evolution of primate behavior. New York: Macmillan.

MARTIN, R. D. (1968): Reproduction and ontogeny in Tree-Shrews *(Tupaia belangeri)*, with reference to their general behaviour and taxonomic relationships. Z. f. Tierpsychol. **25**, 409—495, 505—532.

PATTERSON, B. (1965): The fossil Elephant-Shrews (Family Macroscelididae). Bull. Mus. Comp. Zool., Harvard Univ., **133**, 295—335.

RANKIN, J. J. (1965): Notes on the ecology, capture and behaviour in captivity of the Elephant-Shrew *Nasilio brachyrhynchus brachyrhynchus* (A. Smith). Zoologica Africana **1**, 73—80.

ROUX, G. H. (1947): The cranial development of certain Ethiopian „Insectivores" and its bearing on the mutual affinities of the group. Acta Zool. **28**, 165—397.

SABAN, R. (1954): Phylogénie des insectivores. Bull. Mus. Nation. Hist. nat. Paris. **26**, 419 bis 432.

— (1956/57): Les affinités du genre *Tupaia* Raffles, 1821, d'après les caractères morphologiques de la tête osseuse. Ann. Paléont. Paris **42**, 169—224; **43**, 1—100.

SAUER, E. G. F. (1967a): Mother-infant relationship in galagos and the oral child-transport among primates. Folia primat. **7**, 127—149.

— (1967b): *Galago crassicaudatus.* Transport of the young by the mother. Psychological Cinema Register 131, 8 min, silent.

— (1969): Primaten, die ihre Säuglinge im Munde transportieren. Journ. S. W. A. Scient. Soc. **23**, 91—102.

— (1972): Setzdistanz und Mutterfamilie bei der Kurzohrigen Elefantenspitzmaus. In: Festschrift FRITZ GAERDES, 114—134, Schwäbisch Gmünd: Lempp.

SAUER, E G. F.; SAUER, E. M. (1963): The South West African Bush-Baby of the *Galago senegalensis* group. Journ. S. W. A. Scient. Soc. **16**, 5—36.

— (1971): Die Kurzohrige Elefantenspitzmaus in der Namib. Namib und Meer **2**, 5—43.

SHORTRIDGE, G. C. (1934): The Mammals of South West Africa. Vol. 1. London: Heinemann.

STEPHAN, H. (1958): Vergleichend-anatomische Untersuchungen an Insektivorengehirnen. III. Hirn-Körpergewichtsbeziehungen. Morphol. Jahrb. **99**, 853—880.

THENIUS, E. (1969): Stammesgeschichte der Säugetiere. In: Handbuch der Zoologie. **8**, 1—722.

TRIPP, H. R. H. (1971): Reproduction in Elephant-Shrews (Macroscelididae) with special reference to ovulation and implantation. J. Reprod. Fert. **26**, 149—159.

— (1972): Capture, laboratory care and breeding of Elephant-Shrews (Macroscelididae). Laboratory Animals **6**, 213—224.
Van Valen, L. (1967): New Paleocene insectivores and insectivore classification. Bull. Amer. Mus. Nat. Hist. **135**, 218—284.
Winge, H. (1941): The interrelationships of the mammalian genera. II. Rodentia, Carnivora, Primates. Kopenhagen: Reitzel.
Wynne-Edwards, V. C. (1962): Animal Dispersion in relation to social behaviour. Edinburgh: Oliver and Boyd.

Anschrift des Verfassers: Prof. Dr. E. G. F. Sauer, Zoolog. Forschungsinstitut u. Museum A. Koenig, D 53 Bonn 1, Adenauerallee 150—164.

On the Topography and Structure of the so-called Glandular Subauricular Patch and the Inguinal Gland in the Reedbuck *(Redunca arundinum)*

By Claus-Peter Claussen and Hartmut Jungius[1]

From the Institut für Haustierkunde der Universität Kiel
Director: Prof. Dr. Dr. h. c. W. Herre

Receipt of Ms. 30. 5. 1972

Introduction

In the literature on the comparative anatomy of subcutaneous glands (Schaffer 1940; von Schumacher 1943), only contradictory information is found on the distribution, structure and function of the so-called glandular sub-auricular patch (auricular patch, juxtauricular organ, *Unterohrdrüse)* in antelopes. This applies also to the inguinal glands (inguinal pockets). The aim of this study is to clarify the topography and structure of these glands by means of macroscopic and histological investigations within one antelope species, the reedbuck.

In Table 1, distribution, biotope and some biological characteristics of the reedbuck are summed up. For more details on the species see Jungius (1970, 1971a, 1971b).

R. arundinum is bigger than all other reedbuck species: rams have a shoulder height from 80 cm to 105 cm and females from 65 cm to 95 cm (Haltenorth 1963).

The general colour varies between dark brown, greyish brown and a light yellow brown. The upper sides of the neck, head and tail are always lighter in colour than the back. Only the belly and the underside of the tail are white, whereas the inner sides of the legs and the underside of the neck are greyish white. The frontlegs have a dark brown vertical stripe. Horns are only found on the rams. The tips of the horns are curved forward. Permanent rings show two-thirds from the base of the horns. At

[1] Material, macroscopical, and ethological investigations have been issued by this author.

the base of the horns are soft half-moon shaped enlargements (Wülste), which often look white because small pieces of horn material are constantly breaking off. From personal observations it can be stated that these soft enlargements are already formed during the first years.

Table 1

Distribution, biotope, and some important biological characteristics of *Redunca arundinum*

Range	Biotope	Some biological characteristics
Africa south of the Equator. From south-west Gaboon (about 3° latitude south) and from southern Tanzania (about 9° latitude south) southward to the western parts of the Cape Province, South Africa. Excluding the densely forested Congo basin and the dry areas of the western Cape Province, Botswana and S.W. Africa (Ansell 1968; Haltenorth 1963).	Long grass savanna, open tree savanna, vleis (see below), if water is available, all year round. Forests, bush, steppe and dry areas are avoided.	*Social behaviour:* Reedbucks live in territories (established by a ♂) in pairs, mother/families (♀ and fawn, fawns are born throughout the year. They are "Ablieger", which means they are hidden away for 2—3 months), ♂-mother/family (♂ with ♀ and fawn). No formation of herds. Only in the dry season concentrations of more than three animals occur around water holes or in grazing areas. R. do not easily associate with other species. Distinct nocturnal habits during seasons with good food supply, with the onset of dry season extension of activity into the morning and late afternoon. R. are unpretentious grazers. (Jungius 1971b).
KNP Wide spread insular distribution. Particularly common in the long grass veld of the Pretoriuskop section, the northern Lebombo flats and the Mlondose headwaters of the central district. Common in most vleis of the northern Mopaneveld (Pienaar 1963).	Long grass savanna and tree savanna, slopes with tall grass (*Hyparrhenia dissoluta),* along small rivers, in vleis (shallow and poorly drained grassy valleys which are inundated during the rainy season. *Sporobolus robustus* is the dominant grass).	*Adaptation to environment:* Reedbucks are well adapted to living in tall grass. This offers cover and food, but makes orientation more difficult. From this, two essential behaviour patterns may have developed. — Avoidance of predators. Freezing (motionless watching), short escape distances, lying down and sneaking off. The reedbuck prefers hiding to escape, like other species living in dense cover. — Running with high bounding jumps and upright neck to keep their bearings is characteristic of R. From these and other behaviour patterns (Jungius 1971a) it can be concluded that *R. arundinum* is an intermediate type between antelope species living in dense cover like duiker and bushbuck (so-called 'schlüpfer', Krieg 1936) and those of the open grasslands (Jungius 1971a).

Material and methods

The histological examinations were carried out on material obtained from animals from the Kruger National Park (KNP). The skin samples were taken from 7 healthy animals immediately after they had been killed by predators or died as a result of shooting. The treatment of the samples (fixed in a 4 % formalin solution), followed the usual method with methylbenzoat, methylbenzoat-celloidin (Peterfi) and benzol in paraffin. The 10 μ paraffin sections were cut in two planes : transversely and longitudinally.

Various stains such as Haematoxilin-Eosin, "one step trichrome" (Gomori), Masson Trichrom stain, Goldner's modification of Masson Trichrom stain, Weigert's elastic stain (Moore) and silver impregnation (Bodian) were used.

Examination of the stained sections was done with Leitz-Ortholux and by means of microphotographs taken with Leitz-Orthomat and Agfa-Film (15 Din panchromatic). In the sizes given for the tissues and cells shrinkage resulting from microtechnical preparation has not been taken into account.

I. Topography and macroscopical anatomy of the glandular auricular patch and the inguinal gland

1. The auricular patch

In all adult reedbucks of the KNP the auricular patch is a distinct, black, almost hairless patch of skin, under the auricle near the base of the ear (figs. 1 and 2). This dark patch is well developed in rams and females.

It is absent in young animals during their first months of life. The area of the auricular patch can only be distinguished from the other skin because of its lighter

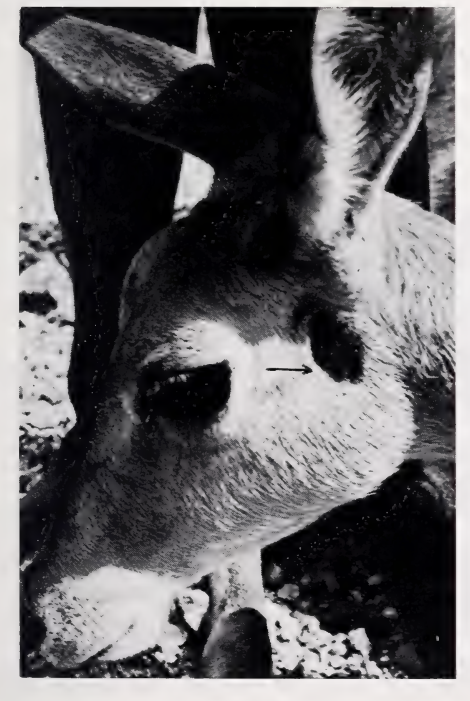


Fig. 1. Position of the glandular subauricular patch in *R. arundinum.* ♀ about 18 months old

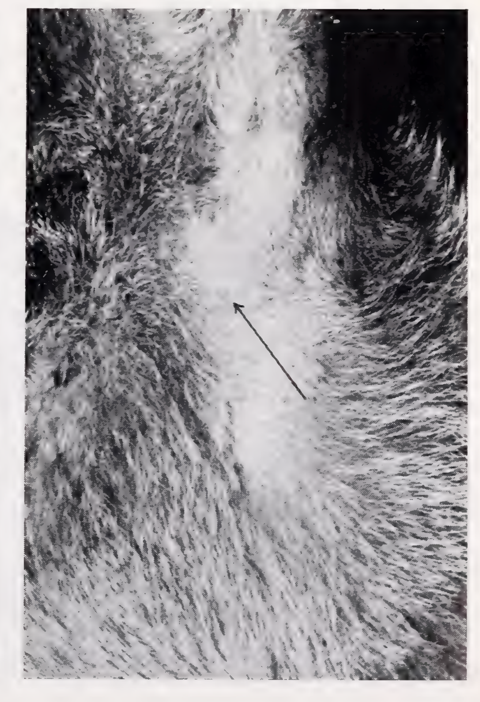


Fig. 3. Glandular subauricular patch of a 14 days old fawn, thickly covered with hair



Fig. 2. Glandular subauricular patch of an adult ♂, sparsely covered with hair

colour and shorter hairs, as shown in figure 3 of a 14 days old fawn. According to field observations it can be assumed that the loss of hair in the gland area starts within the seventh or eighth month after birth (fig. 4). This process seems to come to an end at the age of one year when young animals show the adult condition (fig. 5 and 2). From now on the patch increases in size only.

In adult animals the size of this patch varies considerably. In a selection of five animals the total length was between 2.8 and 4.2 cm and the largest width was between 1.2 and 3.2 cm. The juxtauricular organs are absent in some reedbuck populations outside the KNP. For instance, observations of a large reedbuck concentration in Rhodesia at Kyle Dam (near Fort Victoria) revealed no naked glandular area under the ear. The ranger, T. Braybrooke, confirmed this regarding all reedbuck which he had seen, with a reservation that in some cases there is "a thinning of hair at this spot . . . on some reedbuck, but this can only be seen from very close observation".



Fig. 4. The thick covering of hair starts to disappear in a 7 to 8 months old fawn

On one of his photographs, a distinct grey hairy patch can be seen in this area, in the centre of which dark skin shines through (fig. 6).

Even in reedbucks of the highveld of East and West Transvaal, the large, dark, nearly bare glandular patch under the ear seems to be missing (E. Young 1968, pers. com.). This distinct patch was also missing in two of the reedbuck in the



Fig. 5 (left). The dark auricular patch is distinctly visible in young ♂ (about 1½ years old) In the lower parts the horn is surrounded by young horn (Jugendhorn) — *Fig. 6 (right).* Adult ♂ from Rhodesia (Kyle Dam). The glandular subauricular patch is thickly covered with fine hair. (photo by BRAYBROOK)

Zoo in Pretoria which came from the Rustenburg area (BRANDT 1968, pers. com.). The ram in the zoo showed this to a lesser extent, but ist was obvious that the hair in the glandular area was getting thinner towards the centre so that the skin beneath appeared to shine through, (similar to those from Rhodesia). In the female this area was completely covered with fine, short grey hair. This stood out in comparison with the surrounding fur which is yellowish-brown and much longer.

In some animals from a large population in the Umfolozi Game Reserve (Natal) a nearly bare patch was present but it seemed much smaller than the one described for animals in the KNP. The hair cover resembles the patches seen in animals from the Transvaal. Frequently a distinct patch was totally missing.

Table 2

No. of adult reedbucks observed at Umfolozi	Sex	No. of reedbuck with a distinct glandular patch
9	♂	2
11	♀	10

Because the number of observed animals was so small, the evidence of sexual dimorphism could not be decided. But from the foregoing, it can be concluded that the development of the auricular patch varies widely in reedbuck.

2. The inguinal glands

The inguinal glands (inguinal pockets, inguinal glandular pockets) of *Redunca arundinum* in the KNP occur in pairs and are situated in the inguinal region. Rams have only one pair of these glands whereas the one female examined had two pairs, one big and one small. The glands on one side of the body of this doe were separated by a wall of skin (fig. 7). The low reedbuck population in the Park did not permit the trapping of more females for examination. Nevertheless the statement by Haltenorth (1963) that *R. arundinum* generally has only one pair of glands, should perhaps, be reconsidered.



Fig. 7. Pockets of the inguinal glands in a ♀ from the KNP, about 18 months old

The inguinal glands in all reedbucks examined showed that they are blind pockets. They are conical and have a funnel shaped orifice. On the outer rims of these funnels, which are nearly round in ♂♂ and which are oval in the ♀, a varying amount of a yellow waxy secretion accumulates in the form of lumps. Some lumps are so large that the opening of a gland seems to be totally obstructed. Similar observations are recorded on the Uganda Kob (Buechner et. al. 1965). In the one ♀, exceptionally large amounts of secretion were found in the smaller inguinal pockets. The secretion itself has a pungent odour.

The inner parts of the orifice are fine and sparsely covered with hair. The following measurements were made on animals in the KNP.

Table 3

No. of checked animals	Sex	No. of inguinal glands a. shape of orifice	Diameter of the orifice	Depth of the inguinal pocket
3	♂	one pair, round	4—5 cm	7.5—10.0 cm
1	♀	2 pairs, oval		
		1 smaller pair	1.5 x 0.5 cm	2.8 cm
		1 larger pair	1.4 x 2.8 cm	2.8 cm

II. Microscopical anatomy of the glandular subauricular patch and of the inguinal gland

1. The glandular subauricular patch

The glandular subauricular patch of the reedbuck represents an accumulation of extremely enlarged sebaceous glands, (gll. sebaceae) in a confined skin area. They are

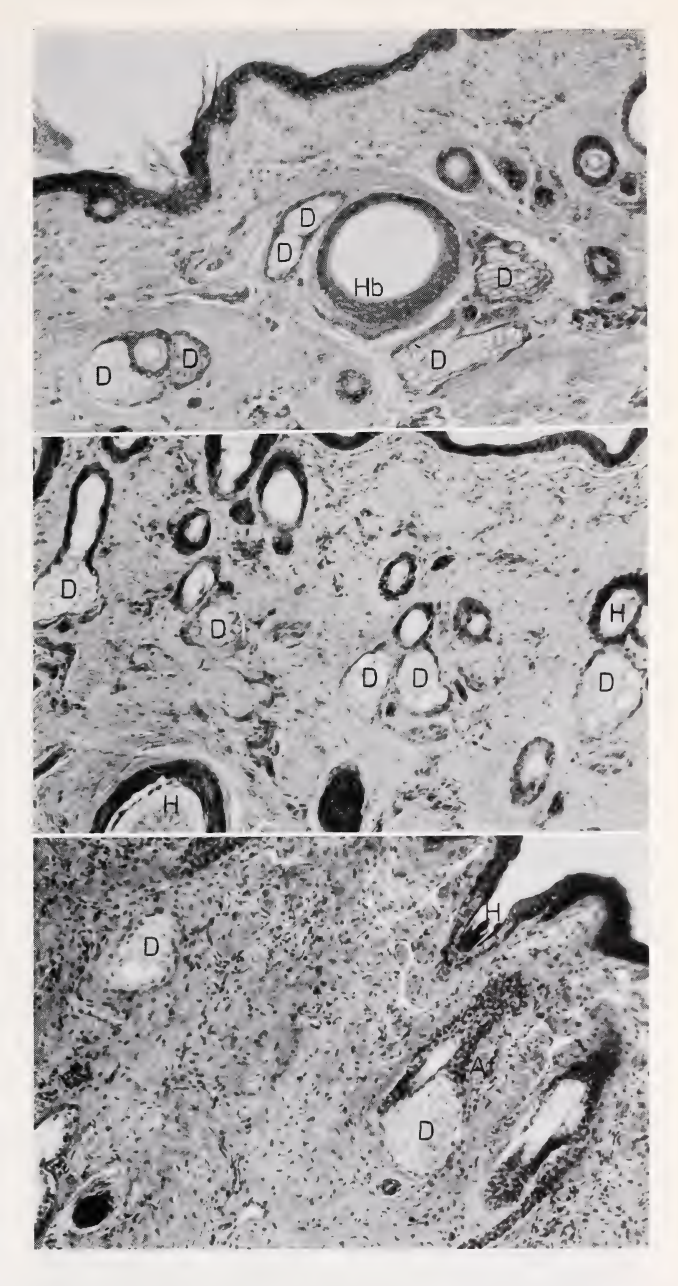
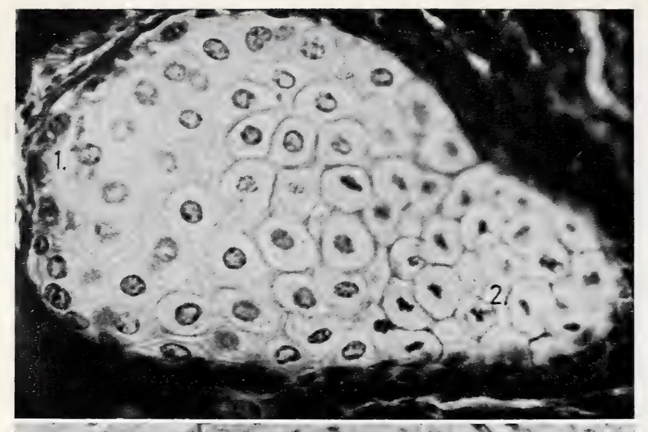
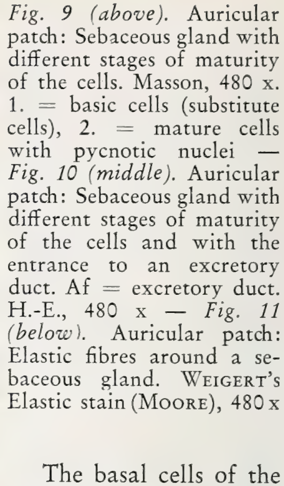
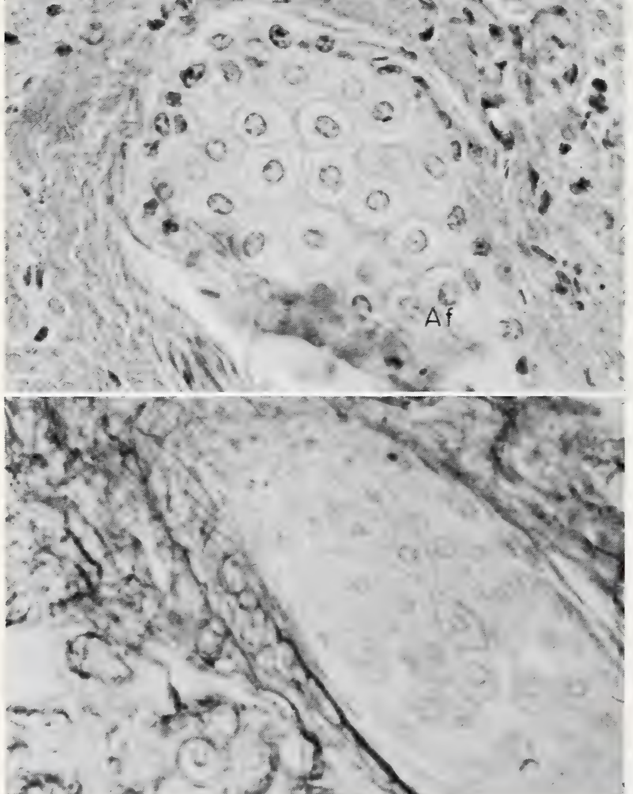


Fig. 8 a–c. Survey: Auricular patch in different cuttingpositions — *a (above).* Transversal section: Gll. sebaceae around hair follicels. Hairs are partly fallen out (artefacts). H.-E-. 120 x — *b (middle).* Slant section: Gll. sebaceae with some mature cells (vacuoles). H.-E., 120 x — *c (below).* Longitudinal section: Sebaceous gland with the entrance to the excretory duct. H.-E.-. 120 x · D = sebaceous gland, Af = excretory duct, H = hair, Hb = hair follicle

more or less irregularly scattered in the upper parts of the stratum reticulare of the corium. These glands always run into the funnel of the hair of one hair follicle, usually just below the epidermis in the stratum papillare (fig. 8, 9, 10). These sebaceous glands are closely linked with the hair follicle and are oval to cone shaped. Their excretory ducts seem to be rather short and are coated with a stratified squamous epithelium (continuation of the outer sheat of the hair follicle), which is gradually leading over to the epithelium of glands. An accurate line between the corpus of the sebaceous glands and the excretory duct can consequently not be clearly defined. The length of these sebaceous glands in the tissue sections amounts to 67μ, and the greatest width (133μ) is at the base. Compared with adjacent skin parts, it shows that these hairs, which originate from the sebaceous glands are greatly reduced in size, or even missing. These gll. sebaceae are holocrine glands. They consist of a multilayered glandular epithelium in which the lumen is missing. A basal cell layer situated on a basal membrane contains no visible fat vacuoles. This is followed by several cell layers showing vacuoles.




Fig. 9 (above). Auricular patch: Sebaceous gland with different stages of maturity of the cells. Masson, 480 x. 1. = basic cells (substitute cells), 2. = mature cells with pycnotic nuclei — *Fig. 10 (middle).* Auricular patch: Sebaceous gland with different stages of maturity of the cells and with the entrance to an excretory duct. Af = excretory duct. H.-E., 480 x — *Fig. 11 (below).* Auricular patch: Elastic fibres around a sebaceous gland. Weigert's Elastic stain (Moore), 480 x



The basal cells of the sebaceous glands are flat to cuboidal in shape. They have relatively large nuclei corresponding in shape to that of the cells, and frequently containing a distinct nucleolus. From this peripheral glandular epithelium the physiological regeneration of the sebaceous glands seems to take place, because in some tissue sections sporadic mitosis has been observed. The basal cells seem to be a kind of "substitute cells" for the permanent growth process of the glandular cells (Schaffer 1940; Neubert 1930; Montagna/Kenyon 1949; Montagna 1952; Horstmann 1957; Wienker 1968). A replacement of the sebaceous glands starting with the excretory ducts, as described by some authors (Brinkmann 1911; Clara 1929; Simpson/Cramer 1943, 1945; Montagna/Noback 1946) does not appear to take place in the glandular subauricular patch of *Redunca arundinum.* The glandular cells of the following layers, as well as their fat vacuoles increase steadily in size. Towards the centre of the so-called mature cells, which are mostly filled with sebum an which are directed toward the excretory duct, the vacuoles have already grown so much in size, that they are only separated by narrow cytoplasmic septa. Simultaneously this process of vacuolisation (sebum forming) is linked with a pyknosis of the

nucleus. Eventually the nucleus falls apart and the cellular limits disappear, while the cyptoplasm is mixed with the sebum secretion. Around these sebaceous glands many collagenous fibres are situated. Elastic fibres form a narrow, but very dense reticular covering (fig. 11). Apart from this isolated fibrocytes are to be found around these cells. They are particularly noticeable because of their widely spread cytoplasm. If the sebaceous glands border with the m. arrector pili, only few collagenous fibres separate the muscle from the gland. Several arteries and capillaries nearly always occur near the sebaceous glands. They come very close to the periphery of the gland epithelium. We did not succeed in tracing nerve fibres in either the gland or the surrounding connective tissue.

2. The inguinal glands

The microscopical anatomy of the inguinal glands of *Redunca arundinum,* corresponds in general with the glandular subauricular patch (fig. 12). They also represent an accumulation of oval to cone shaped non-ramified sebaceous glands with a relatively short excretory duct (fig. 13). They are of similar histological structure and show the same type of holocrine mechanismn of secretion as the auricular patch. The only difference between the two types of skin gland lies in the considerably smaller number of single sebaceous glands per area occurring in the inguinal gland.

According to our investigations, in most cases one or two sebaceous glands run into the funnel of the hair of each hair follicle. Apocrine glands which are said to lie under these sebaceous glands in the inguinal glands of the sheep (Schaffer 1940) could not be observed in *Redunca arundinum.*

III. Discussion

The glandular auricular patch of *R. arundinum* belongs to the juxtauricular organs (Schaffer 1940) which are also present in the oribi, pronghorn, waterbuck and lemming (Dollmann 1931; Schaffer 1940). According to our histological

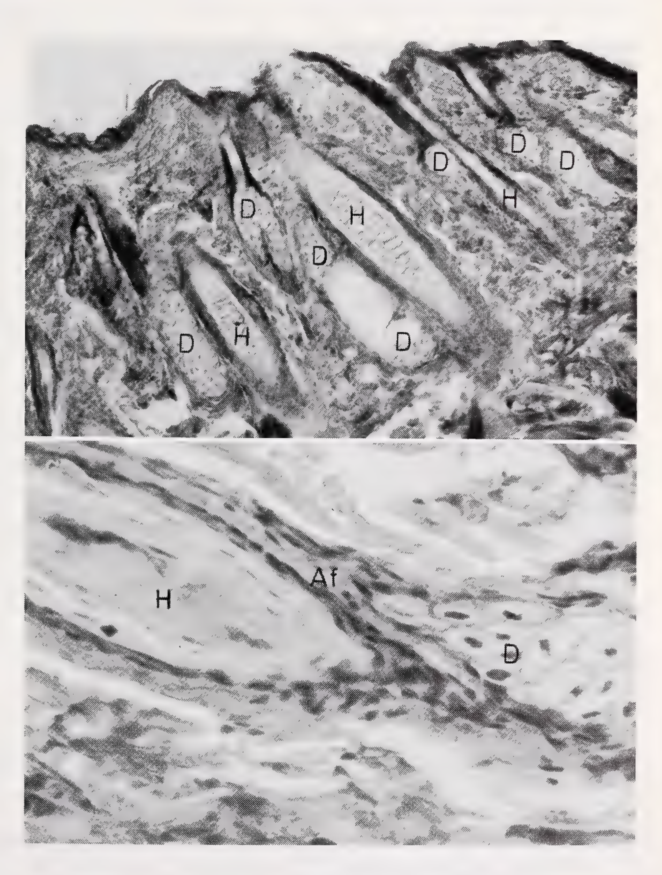


Fig. 12 (above). Survey: Inguinal gland, longitudinal. H.-E., 120 x. D = sebaceous gland, H = hair — *Fig. 13 (below).* Inguinal gland: Sebaceous gland with excretory duct. H.-E., 480 x. Af = excretory duct, D = gland, H = hair

findings in *R. arundinum,* these organs represent an accumulation of enlarged sebaceous glands which produce secretion of the holocrine type. During field observations no distinct visible secretion could be seen.

The inguinal glands or inguinal pockets, which look like baggy invaginations are found in sheep and among antelopes in: duikers, oribi, some *Tragelaphus* species, many gazelles and some Reduncini for instance *R. recunca, R. fulvorufula, R. arundinum* (Schaffer 1940; Haltenorth 1963). The inguinal gland of these species, as well as the auricular patch (cited above) represents an accumulation of holocrine sebaceous glands. Unlike the auricular patch the secretion of these glands is macroscopically visible. Biologically the auricular patch and the inguinal glands of *R. arundinum* seem to play an important part in social behaviour.

1. Marking of territories

Defence of boundaries and marking activities are essential parts of the behaviour of territorial species (Hediger 1949). Apart from optical and acoustical means, olfactorical methods are applied first (Hediger 1949).

Scent marking can occur directly. For instance the glandular secretation of the preorbital glands in gazelles, duikers and Neotragini, is wiped off on branches or on other projecting objects (Hediger 1949; Ziegler/Simon 1957; Rahm 1960; Dietrich 1965; Walther 1968). Scent marking also occurs indirectly, for instance the distribution of secretion produced by the interdigital glands of several ungulate species. In both cases, scent marks are left. In this way, particularly members of the same species are informed that an individual of the species is present or that the area is occupied by it.

Direct scent marking with the auricular patch or the inguinal gland was never observed in the reedbuck. In reedbuck territories a scattered scent distribution seems to take place. However, we are left to guess how this distribution is carried out. The invisible products of the auricular patch can be wiped off by walking through the tall grass (Table 1), or during grazing. When scratching the auricular patch, secretion may get to the hoof from where it is distributed to the ground (similar in *Alcelaphus buselaphus lelwel,* Backhaus 1959). It can also be transfered to the body by rubbing the head against a particular spot (grooming behaviour), from here it can be wiped off by walking through the grass or when resting. The visible products of the inguinal glands can also fall off and remain in the bedding area. Small parts of secretion may also be wiped off the orifice of the gland by tall grass when the animal is walking. It is also possible that small amounts of sebum fall off during a particular flight behaviour. Sometimes the animals produce a clapping sound by exagerating the throw up of their hindlegs and at the same time kicking sideways. We suppose that the walls of the inguinal glands stick together (caused by secretion) and seemingly by this motion, they get opened and produce this sound. With this action sebum particles may fall off and leave a scent mark. Another distribution of secretion can take place by licking the glandular area. The tongue carries the scent to other parts of the body from where it is transmitted to the environment.

2. Glandular subauricular patch and inguinal glands are important means of communication within reedbuck pairs and families

As the habitat has good coverage and dense vegatation pairs of reedbucks or members of a family are sometimes separated from each other for half a day or even a day. Visual contact between the animals is very difficult due to the long grass, therefore acoustical and olfactorical means of communication are very significant, and in this connection the products of the auricular patch and the inguinal gland may play an

essential part. Occasionally rams have been observed walking slowly through their territory with their head bent down and sometimes even stopping to sniff at grasses before continuing to walk on. The destination of these walking tours was either a resting ♀ or another ♂. This behaviour corresponds to some extent with the well known behaviour pattern of the roe deer ♂ when following the scent trail of a ♀ during the mating season (Kurt 1968). Significance of both glands during mating behaviour and during contact between ♂ and ♀ has not been observed. Inguinal nuzzling of the ♀ by the ♂, poking and stroking of the inguinal region of the ♀ by the ♂ with the horns during the mating activity, as described in the Uganda Kob by Buechner and Schloeth (1965) has not been observed in *Redunca arundinum.*

Acknowledgements

Grateful acknowledgement is made to the Deutscher Akademischer Austauschdienst and the Deutsche Forschungsgemeinschaft for financing this study and to the Director of the National Parks Board of South Africa, Mr. R. Knobel and to the late Deputy Director, Mr. R. J. Labuschagne who provided the necessary study facilities within the Kruger National Park. Thanks are also expressed to Dr. U. de V. Pienaar and Mr. P. van Wyk, biologists from Skukuza who assisted with their advice and experience and to the Deputy Director of the National Parks Board Mr. A. M. Brynard, Dr. J. Meester and Prof. Dr. F. C. Eloff from the University of Pretoria for their helpful support.

Summary

The presence, topography, the macroscopic and the microscopic anatomy of the so-called glandular subauricular patch (juxtauricular organ or auricular patch) and of the inguinal gland (inguinal pockets) of the reedbuck *(R. arundinum)* have been examined.

1. The *glandular subauricular* patch is very obvious in all adult reedbuck from the KNP and some from the Umfolozi Game Reserve. It seems to be less distinctly developed in reedbuck of East and West Transvaal, those from the Kyle Dam (Rhodesia), and some from Umfolozi. In the reedbuck of the KNP and some of Umfolozi Game Reserve the auricular patch is a distinct black, sparsely haired nearly bare skin patch under the ear. In reedbuck from Kyle Dam, some from Umfolozi and the Transvaal, the glandular area is not so distinctly visible, but more or less thickly covered with short thin hair, only sometimes, near the center, black skin seems to shine through. From the histological point of view this gland represents an accumulation of single undivided, extremely enlarged sebaceous glands (gll. sebaceae) which produce their secretion in the holocrine type.
2. The *inguinal glands* of *R. arundinum* in the KNP always occur in pairs. They are blind pockets, nearly hairless, conically shaped and have a funnel shaped orifice. The extremely enlarged holocrine sebaceous glands correspond largely with those of the subauricular patch. But their secretion is distinctly visible and of a pungent odour.
3. The auricular patch and the inguinal gland of *R. arundinum* seem to be of great importance in social behaviour.
   a. They are means for territory-marking.
   b. They are important for communications within pairs or families, and with other reedbucks.

   Any significance of these glands in the behaviour pattern of pre-mating, mating or post-mating has not been observed.

Zusammenfassung

Über die Topographie und den Bau der sogenannten „Unterohrdrüse" und der Inguinaldrüsen des Riedbocks (Redunca arundinum)

Das Vorkommen, die Topographie und die makroskopische sowie die mikroskopische Anatomie der sogenannten „Unterohrdrüsen" (= Juxtauricularorgane) und der Inguinaldrüsen (Inguinaltaschen) des Riedbocks *(Redunca arundinum)* wurden untersucht:

1. Die *„Unterohrdrüsen"* sind deutlich bei allen adulten Riedböcken des Krüger National Parks und bei einigen Riedböcken des Umfolozi Reservates (Natal) entwickelt. Sie erscheinen weniger deutlich bei Riedböcken von Ost- und Westtransvaal und einigen von Umfolozi

sowie denen im Kyle Dam Reservat (Rhodesien) ausgebildet zu sein. Bei den Riedböcken des KNP und bei einigen aus Umfolozi sind die „Unterohrdrüsen" als deutliche, schwarze, spärlich oder kurz behaarte, oft nackte Hautflecken unterhalb der Ohrmuschel ausgebildet. Bei Riedböcken vom Kyle Dam sowie einigen aus Umfolozi und Transvaal ist dieser Fleck nicht so deutlich sichtbar, sondern mehr oder weniger dicht mit kurzen Haaren besetzt. Gelegentlich schimmert nur im Zentrum dunkle Haut durch. Histologisch handelt es sich bei diesen Drüsen um Ansammlungen von einzelnen, unverzweigten, stark vergrößerten Haarbalgtalgdrüsen *(Gll. sebaceae)*, die nach dem holokrinen Typus sezernieren.

2. Die immer paarigen Inguinaldrüsen von *R. arundinum* des Krüger National Parkes sind blind endende, tütenförmige Taschen. Sie sind nur spärlich behaart, laufen nach unten spitz zu und münden trichterförmig nach außen. Ebenso wie die „Unterohrdrüsen" stellen die Inguinaldrüsen stark vergrößerte, holokrine Haarbalgtalgdrüsen dar, deren Sekret scharf riecht und deutlich sichtbar ist.
3. Sowohl die „Unterohrdrüsen" als auch die Inguinaldrüsen von *Redunca arundinum* scheinen im Sozialverhalten dieser Tiere von Bedeutung zu sein:
   a. Sie stehen im Dienste der Territoriumsmarkierung
   b. Sie vermitteln den Kontakt innerhalb der Paare und Familien.
   Eine Bedeutung dieser Drüsen für den direkten Kontakt zwischen ♂ und ♀ bei Paarungsvorspiel oder -nachspiel konnte nicht beobachtet werden.

References

Ansell, W. F. H. (1968): Preliminary identification manual for African mammals. Smithsonian Institution, Washington, D. C.

Backhaus, W. (1959): Beobachtungen über das Freileben von Lelwel-Kuhantilopen *Alcelaphus buselaphus Lelwel* Heuglin (1863) und Gelegenheitsbeobachtungen an Sennar-Pferdeantilopen *(Hippotragus equinus bakeri* Heuglin 1863). Z. Säugetierkunde **24**, 1—34.

Brinkmann, A. (1911): Die Hautdrüsen der Säugetiere (Bau- und Sekretionsverhältnisse). Ergebn. Anat. Entw. **20**, 1173—1231.

Bucher, O. (1965): Histologie und mikroskopische Anatomie des Menschen. Hans Huber, Bern-Stuttgart.

Buechner, H. K.; Schloeth, R. (1965): Ceremonial mating behaviour in Uganda Kob *(Adenota Kob thomasi*, Neumann). Z. Tierpsych. **22**, 121—182.

Clara, M. (1929): Neue Untersuchungen zur Frage der Teilung bei den Talgdrüsen. Zugleich ein Beitrag zur Frage des „Stichotropismus" in der Formbildung. Z. mikr.-anat.-Forsch. **18**, 487—519.

Dietrich, L. (1965): Absetzen von Voraugensekret an den Hörnern von Artgenossen bei Gazellen und Dikdiks. Säugetierkdl. Mitt. **13**, 147 ff.

Dollmann, J. G. (1931): Development of auricular "glandular" patches in the Waterbucks. Proc. Linnean Soc. London **144**, 86—87.

Mc. Ewan Jenkinson, D. (1972): The skin structure of Britisch deer. Res. vet. Sci. **13**, 70—73.

Haltenorth, T. (1963): Klassifikation der Säugetiere. Artiodactyla. Handbuch der Zoologie **8**, 1—167.

Hediger, H. (1949): Säugetierterritorien und ihre Markierungen. Bijdr. tot de Dierkde. **28**, 171—184.

Heyden, K. (1967): Studien zur Systematik von Cephalophinae Brook (1876), Reduncini Simpson (1945) und Peleini Sokolov (1953) (Antilopinae Baird, 1857). Dissertation Universität Kiel.

Hofmann, R. R. (1972): Zur funktionellen Morphologie des Subauricularorgans des ostafrikanischen Bergriedbocks, *Redunca fulvorufula chanleri* (Rothschild, 1895), Tierärztl. Wschr. **85**,/24, 470—483.

Horstmann, E. (1957): Die Haut. Handbuch der mikroskopischen Anatomie des Menschen, Ergänzung zu Bd. III/1. Springer Verlag, Berlin – Göttingen – Heidelberg.

Jungius, H. (1970): Studies on the Breeding Biology of the Reedbuck *(Redunca arundinum* Boddaert, 1785) in the Krüger National Park. Z. Säugetierkunde **35**, 129—146.

— (1971a): The Biology and Behaviour of the Reedbuck *(Redunca arundinum* Boddaert, 1785) in the Kruger National Park. Mammalia depicta, Paul Parey, Hamburg – Berlin.

— (1971 b): Food and feeding habits of the Reedbuck *(Redunca arundinum* Boddaert, 1785) in the Kruger National Park. Koedoe 14 (in press).

Krieg H. (1936): Das Reh in biologischer Betrachtung. Neumann – Neudamm.

Kurt, F. (1968): Das Sozialverhalten des Rehes. Mammalia depicta, Hamburg u. Berlin: Parey.

Lobitz, W. C. jr. (1957): The structure and function of the sebaceous glands. Arch. Dermat. (Chikago) **76**, 162—171.

MATOLTSY, A. G.; HUZSAR, TH. (1972): Keratinization of the reptilian epidermis: An ultrastructural study of the turtle skin. J. Ultrastructure Research **38**, 87—101.
MONTAGNA, W. (1952): The cytology of mammalian epidermis and sebaceous glands. Rev. Cytology **1**, 265—304.
— (1962): The structure and function of skin. Academic Press, London – New York.
MONTAGNA, W.; KENYON, P.; HAMILTON (1949): Growth potentials and mitotic division in sebaceous glands of the rabbit. Anat. Rec. **103**, 365—380.
MONTAGNA, W.; NOBACK, C. R. (1946): The histology of the preputial gland of the rat. Anat. Rec. **96**, 41—54.
NASR, A. N. (1965): Histochemical study of lipids in human sebaceous glands. Cytochem. **13**, 498—502.
NEUBERT, K. (1930): Der Aufbau und die Entwicklung des menschlichen Talgorganes. Z. Anat. **92**, 565—621.
OBOUSSIER, H. (1970): Beiträge zur Kenntnis der Pelea *(Pelea capreolus,* Bovidae, Mammalia), ein Vergleich mit etwa gleichgroßen Bovinae *(Redunca fulvorufula, Gazella thomsoni, Antidorcas marsupialis).* Z. Säugetierkunde **33**, 342—353.
PIENAAR, U. DE V. (1963): The large mammals of the Kruger National Park — their distribution and present day status. Koedoe **6**, 1—38.
RAHM, U. (1960): Territoriumsmarkierungen mit der Voraugendrüse beim Maxwell-Ducker *(Philantomba maxwelli).* Säugetierkundl. Mitt. **8**, 140.
RICHTER, J. (1971): Untersuchungen an Antorbitaldrüsen von *Madoqua* (Bovidae, Mammalia). Z. Säugetierkunde **36**, 334—342.
SCHAFFER, J. (1940): Die Hautdrüsen der Säugetiere. Urban und Schwarzenberg, Berlin – Wien.
VON SCHUMACHER, S. (1943): Die Duftorgane (Hautdrüsenorgane) unseres Haarwildes. Z. Jagdkunde **5**.
SIMPSON, W. L.; CRAMER, W. (1943): Fluorescense studies in skin. I. Histological localization of 20-methylcholanthrene in mouse skin after a single application. Cancer Res. **3**, 262—269.
— (1945): Fluorescense studies in skin. II. Mouse skin after single and multiple application of 20-methylcholanthrene. Cancer Res. **5**, 449—463.
STARCK, D.; SCHNEIDER, R. (1971): Zur Kenntnis insbesondere der Hautdrüsen von *Pelea capreolus* (Forster, 1970) (Artiodactyla, Bovidae, Antilopinae, Peleini). Z. Säugetierkunde **36**, 321—333.
WALTER, F. (1968): Das Verhalten der Gazellen. Neue Brehm Bücherei, Vol. 373, Wittenberg.
WIENKER, H. G. (1968): Elektronenmikroskopische Untersuchungen an Talgdrüsen der Rückenhaut der Hauskatze. Z. mikr.-anat. Forsch. **78**, 211—234.
ZIEGLER-SIMON, J. (1957): Beobachtungen am Rüsseldickdick *(Rhynchotragus kirki* [Gthr.]). Der Zool. Garten (N. F.), **23**, (1—3), Leipzig.

Authors' address: Dr. C.-P. CLAUSSEN, Institut für Pathologie der Medizinischen Akademie Lübeck, 24 Lübeck, Kronsforder Allee 71–73; Dr. H. JUNGIUS, World-wildlife Fund, CH–1110 Morges

Cytogenetic Differentiation, Geographic Distribution, and Domestication in Palearctic Sheep *(Ovis)*

By C. F. NADLER, K. V. KOROBITSINA, R. S. HOFFMANN and N. N. VORONTSOV

Receipt of Ms. 29. 6. 1972

Many authors have contributed to the taxonomy of Palearctic sheep of the mouflon-urial-arkhar/argali types (SEVERTSOV 1873a, b; LYDEKKER 1898, 1912, 1913; NASONOV 1911, 1923; TSALKIN 1951; SOKOLOV 1959; HEPTNER et al. 1961). The existing taxonomic systems were reviewed in detail by TSALKIN (1951); Table 1 summarizes the number of species and subspecies recognized by different authors. Within

Z. Säugetierkunde 38 (1973) 109—125

Table 1

Variations in the number of taxa within Palearctic *Ovis*

Author / Number of taxa	Severtsov (1873a)	Lydekker (1898)	Lydekker (1913)	Nasonov (1923)	Tsalkin (1951)	Ellerman und Morrison Scott (1951)	Sokolov (1959)	Heptner (1961)	Haltenorth (1963)	Pfeffer (1967)
Genera and subgenera	2	1	1	1	1	2	2	1	1	1
Species	17	8	6	9	2	5	4	2	1	1
plus Subspecies	—	17	26	37	28	37	35	23	37	8

the Palearctic, Sokolov (1959) recognized three species *(O. musimon, O. orientalis, O. ammon)* while Tsalkin (1951), Heptner et al. (1961) and Pfeffer (1967) considered all sheep between the Mediterranean and eastern Mongolia assignable to *Ovis ammon.* All authors regarded the snow sheep of eastern Siberia, which is geographically isolated from O. *ammon* s. str., as a distinct species to which either the names O. *nivicola* or O. *canadensis* were applied.

The number of recognized species within the mouflon-urial-argali group of sheep reflects a change in taxonomic thought regarding the species concept, which ranges from a very narrow view (Nasonov 1923; Lydekker 1913) to a very broad species concept (Haltenorth 1963). Moreover, acceptance of mouflon and argali types of sheep as one species resulted in the recognition of a polycentric process in sheep domestication (Bogolyubskii 1959; Zeuner 1962) which, in turn, led to corresponding historical conclusions.

Butarin working in Lus' laboratory was the first to compare the chromosome complements of wild arkhar/argali sheep from the Tyan-Shan with domestic sheep (1935 a, b). Early cytological techniques only permitted Butarin to establish chromosome numbers in single metaphase plates; figures of those metaphase plates adequately represent the correct $2n = 56$ in O. *polii karelini,* and $2n = 54$ in fat-tailed sheep, O. *aries steatopyga* (Butarin 1935a:79, figs. 1, 2). Inexplicably however, Butarin assigned 60 chromosomes to them and gave this number in his subsequent work (Butarin 1935b). Butarin decided that the chromosome complements of arkhar and fat-tailed sheep lacked differences capable of inducing sterility in their hybrids (op. cit.: 80), and later attempts to cross arkhars and merinos were based on this conclusion. Subsequently, the chromosome number in domestic sheep ($2n = 54$) was accurately established by numerous workers.

Reports of the chromosomes of wild sheep are derived largely from specimens in zoological parks where data pertinent to locality and identification are often unreported or uncertain; they include the following taxa: O. *orientalis,* $2n = 54$ (Manna and Tolukdar 1965; the identification of the zoo specimen as O. *orientalis* is doubtful in view of its supposed origin from India, where the form does not exist); O. *a. musimon,* $2n = 54$, $NF = 60$; O. *a. cycloceros,* $2n = 58$, $NF = 60$; O. *a. nigrimontana,* $2n = 56$, $NF = 60$; O. *a. laristanica,*

2n = 54, NF = 60 (Schmitt and Ulbrich 1968); O. *v. blanfordi*, 2n = 58, NF = 60 (Nadler and Lay, MS); *O. canadensis*, 2n = 54, NF = 60 (Wurster and Benirschke 1968); O. *dalli*, 2n = 54, NF = 60 (Nadler 1971). These data cast doubt on the concept of a single polytypical species of *Ovis* including all forms from *musimon* to *ammon* (Tsalkin 1951; Heptner et al. 1961; Haltenorth 1963).

Further clarification of the systematic status of the various taxa of *Ovis* came from chromosomal studies of natural populations of wild sheep. In Iran urial sheep from the northeast displayed 2n = 58, whereas in the central Elburz Mountains there was cytological and morphological evidence of intergradation between 2n = 54 Armenian (= mouflon) sheep of northwestern and 2n =58 urials of northeastern Iran; the intergrade zone contains animals with 2n = 54, 55, 56, 57 and 58 (Nadler et al. 1971). In 1971, Korobitsina, Sapozhnikov and Gorelov investigated the chromosomes of wild sheep in southern Turkmeniya and southeastern Tadzhikistan; the joint Soviet — American Expedition to the Altai Mountains obtained chromosomes of an argali sheep, and those of a second, from the Mongolian Altai, were received (Nadler and Lay, MS).

The present paper, containing data collected independently and jointly by American and Soviet workers reports the chromosomes of wild sheep from new localities and applies these data to an evaluation of sheep evolution and systematics.

Materials and Methods

In view of the extremely confusing taxonomy of wild sheep, we prefer to utilize names at the lowest taxonomic level of the genus *Ovis* in order to identify the taxa we have examined. Chromosomes of 56 specimens of the following nine wild taxa have been studied, four forms being reported here for the first time. Two new breeds of domestic sheep are also reported.

1. *gmelinii* Blyth (1841). Type locality, eastern Turkey, vicinity of Erzerum (= Erzurum). Specimens (2 ♀♀, 3 ♂♂) from northwest Iran near the boundaries of the U. S. S. R., Marakan Protected Region (38° 53' N. latitude; 45° 11' E. longitude) are quite representative of this form (Nadler et al. 1971).

2. *gmelinii* Blyth (1841) or *orientalis* Gmelin, 1774. It is not clear to which of these very similar taxa specimens (2 ♀♀, 7 ♂♂) from 20—40 km N and NE of Bijar (36° 06' N. latitude; 47° 40' E. longitude) should be referred (Nadler et al. 1971). It should be noted that, following Nasonov (1923), all subsequent authors indicate the eastern Elburz as the type locality of *orientalis*. Study of the original description (Gmelin 1774) suggests that actually the type locality of *orientalis* is near Rasht, Ghilan province, i. e., in the western Elburz (we are indebted to Dr. Douglas M. Lay for this interpretation).

3. *urmiana* Guenther, 1900; specimens (3 ♀♀, 4 ♂♂) from the type locality, Koyun-Daghi island in Lake Urmiah (= Rezaiyeh) (37° 28' N. latitude; 45° 37' E. longitude) were studied (Nadler et al. 1971).

4. *isphaganica* Nasonov, 1910. Type locality, vicinity of Isfahan in southwestern Iran. Specimens (5 ♀♀, 3 ♂♂) from the vicinity of Murche Khort, 140 km NW of Isfahan (33° 38' N. latitude; 50° 46' E. longitude) are from near the type locality.

5. *erskinei* Lydekker (1904). Sheep in the central Elburz are usually refered either to *orientalis* Gmelin, which is incorrect (see above), or to *erskinei* Lydekker, type locality - Elburz, probably the central part. Nasonov (1911, 1923) stated that two different species, *Ovis gmelinii erskinei* and *Ovis orientalis*, lived in sympatric association within the Elburz region. Tsalkin (1951) synonymized the forms *erskinei* and *orientalis*, but noted that the Elburz form exhibited mixed features. Heptner et al. (1961) emphasized that the existence of *orientalis* as an independent form in the Elburz was highly doubtful, and thought that in the region where the ranges of mouflon and urial come together a hybrid population existed. Specimens (1 ♀, 7 ♂♂; 2n = 54, 55) from the Imperial Reserve just east of Tehran 35° 41' N. latitude; 51° 34' E. longitude); and (3 ♀♀, 3 ♂♂; 2n = 56, 57, 58) from the Parvar Protected Region, 50 km N of Semnan (36° 06' N. latitude, 53° 35' E. longitude) represent localities inhabited by this polymorphic population of hybrid wild sheep (Nadler et al. 1971).

6. *dolgopolovi* Nasonov, 1913. Type locality, Shahrud mountains in the vicinity of Astrabad (now Gorgan). One male from the Kosh Yeilagh Protected Region, 50 km ENE of Shahrud

in the eastern Elburz is in turn 50—100 km E. of the type locality (NADLER et al. 1971). Wild sheep (1 ♀, 5 ♂♂) have also been studied from the extreme eastern Elburz, in the transition zone between the Elburz and Turkmeniyan and Khorassan (= Khurasan) mountains (Mohhamad Reza Shah Wildlife Park, 37° 20' N. latitude; 56° 07' E. longitude) (NADLER et al. 1971). These specimens were collected 125—175 km ENE of the type locality of *dolgopolovi.*

7. *varenzovi* Satunin, 1905. Type locality, Kopet Dagh Mountains (central?). One male studied from the Gezgyadik (= Gyaz'gyadik) range near Akar-Chesme (35° 54' N. latitude; 61° 21' E. longitude) in the Badkhiz Reserve in southern Turkmeniya near in the junction of the boundaries of USSR, Iran and Afghanistan. This place in the southeastern Kopet-Dagh is distant from the type locality of *varenzovi* but closer to it than to the type locality of *cycloceros* (vicinity of Kandahar, southeastern Afghanistan).

8. *bochariensis* Nasonov, 1914. Type locality, vicinity of Bal'dzhuan on the southeastern slopes of the Vakhshskii mountains (between the Vakhsh and Kizilsu rivers). The chromosomes of 1 ♀ and 2 ♂♂ from southwestern Tadzhikistan have been studied: 1 ♀ and 1 ♂ from the Pyandzh Kara-Tau range (37°—38° N. latitude; 69°—70° E. longitude) and 1 ♂ born in the Dushanbe Zoological Park from parents wild-caught in the Pyandzh Kara-Tau range (father) and the Sar-Sorak range (38°—39° N. latitude; 69°—70° E. longitude). All these animals are in the Dushanbe Zoological Park, but the localities where they were wild-caught are known exactly inasmuch as Sapozhnikov captured and delivered them to the Zoological Park.

9. *przevalskii* Nasonov, 1923. The type locality of the true argali — *O. ammon* Linnaeus (1758) — is Semipalatinsk in the Altai Mountains, whereas the closely similar form *przevalskii* has been described from the Sailyugem Mountains on the USSR — Mongolian border. One male was studied; from the Gorno-Altaisk Autonomous District, northeast of the Chuiskaya steppe, in the Taldu-Air, the western spurs of the Chikhachev mountains (50° 03' N. latitude; 89° 25' E. longitude), 30 km N. of Tashanta (= Tashakta) along the Chuiskaya highway. This point is 30 km N of the eastern end of the Sailyugem range, the type locality for *przevalskii.* A second male, probably refeable to *przevalskii,* was collected in the Mongolian Altai (46° 30' N. latitude; 93° 00' E. longitude) (NADLER and LAY, MS).

In addition, the chromosome complements of the following forms of domestic sheep have been studied:

10. Karakul sheep: 1 ♂ from the State farm Chemen-Abid, Takhta-Bazar region, Turkmen S. S. R.

11. Fat-tailed sheep: 2 ♀♀ from Tehran, Iran.

Chromosomes were analyzed from marrow cell suspensions cultured in vitro for 8 hours with colcemide (NADLER et al. 1971), by short-term leucocyte culture, or by analysis of skin biopsies grown in tisssue culture by Dr. T. C. HSU. Karyotypes were constructed from enlarged photomicrographs.



Fig. 1. Karyotype of male Asiatic mouflon *(Ovis orientalis isphaganica)* from Murche Khort, southwestern Iran (2n=54)

Results

All specimens of *isphaganica* had a 2n = 54 and karyotypes containing six large metacentric and 46 acrocentric autosomes; a large acrocentric X and a small biarmed Y chromosome (Fig. 1). The 2n of *varenzovi* from the Kopet Dagh mountains and of *bochariensis* from Tadzhikistan was 58 (Fig. 2). The karyotype contained two large metacentric and 54 medium to small-sized acrocentric autosomes; the X was a large acrocentric and the Y a small biarmed chromosome. The form *przevalskii*

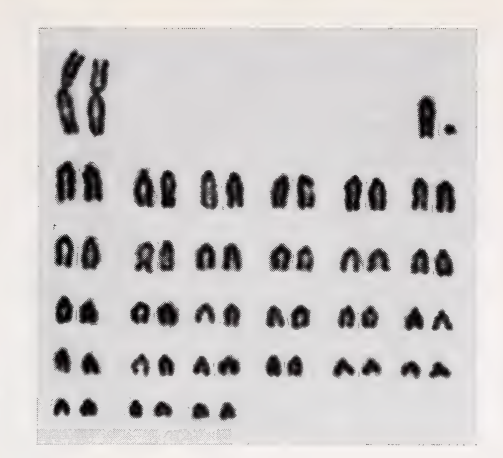


Fig. 2a. Karyotype of a male urial *(Ovis vignei dolgopolovi)* from Kosh Yeilagh, northeastern Iran (2n = 58)



Fig. 2b. Karyotype of a male urial *(Ovis vignei varenzovi)* from the Badkhiz Reserve, southern Turkmeniya (2n = 58)

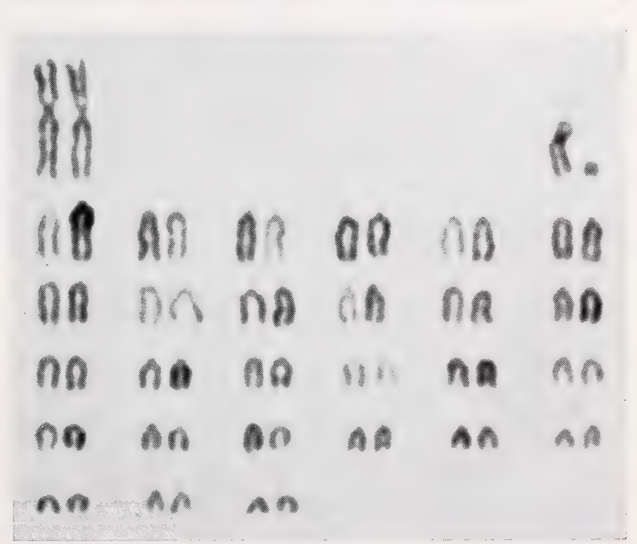


Fig. 2c. Karyotype of a male urial *(Ovis vignei bochariensis)* from southwestern Tadzhikistan (2n = 58)

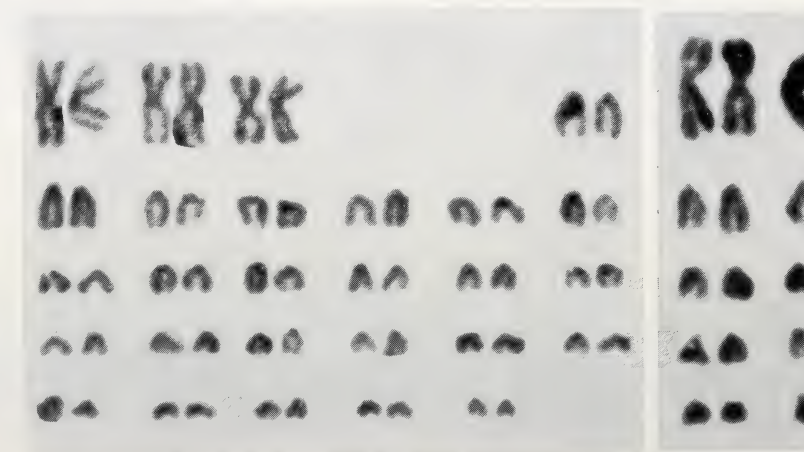


Fig. 3a. Karyotype of a male argali (*Ovis ammon przevalskii*) from Gorno-Altaisk Auton. Dist., USSR (2n = 56)

Fig. 3b. Karyotype of a male argali (*Ovis ammon przevalskii?*) from the Altai mounteins, Mongolian People's Republic (2n = 56)

Fig. 4a. Karyotype of a female Karakul sheep (*Ovis aries*) from Kushka, southern Turkmeniya (2n = 54)

Fig. 4b. Karyotype of a female fat-tailed sheep (*Ovis aries*) from Teheran, Iran (2n = 54)

from the Gorno-Altai of the Soviet Union and the Mongolian Altai mountains had a 2n = 56, the karyotype consisting of four large metacentric and 52 medium to small-sized autosomes; a large acrocentric X and a small biarmed Y chromosome (Fig. 3). Both the fat-tailed and Karakul breeds of domestic sheep possessed a 2n = 54 and similar karyotypes that contained six large metacentric and 46 medium to small-sized autosomes; a large acrocentric X and a small biarmed Y chromosome (Fig. 4).

The karyotypes of wild sheep from the Kopet Dagh and Tadzhikistan are indistinguishable from *dolgopolovi* described by NADLER et al. (1971) from northeastern Iran, and *cycloceros,* supposedly from Afghanistan (SCHMIDT and ULBRICH 1968). Similarly, the 2n = 56 chromosome complement of *przevalskii* from the Altai mountains is similar to that of *nigrimontana,* presumably from the Kara-Tau (SCHMITT and ULBRICH 1968), and to the 2n =54 × 2n = 58 hybrids *(erskinei)* possessing 2n = 56 that occur in the central Elburz Mountains of Iran (NADLER et al. 1971).

Finally, the chromosomes of both breeds of domestic sheep and of wild *isphaganica* were similar to those of domestic sheep previously reported (see WURSTER and BENIRSCHKE 1968); to *gmelinii, urmiana* and *orientalis* from northwestern Iran; to *laristanica,* supposedly from southern Iran; and to *musimon* from the Mediterranean region (SCHMITT and ULBRICHT 1968; NADLER et al. 1971).

Discussion

Taxonomic Conclusions

Large amounts of cytogenetic data on wild sheep are difficult to obtain. In spite of the small numbers of specimens available from most places, a distinctive geographic pattern seems to be emerging which corresponds rather well with the grouping of the various named froms of wild sheep proposed by SOKOLOV (1959), PFEFFER (1967) and GEIST (1971a). The present material enables us to name four groups of wild sheep, while at the same time recognizing that the nomenclatoral designations are provisional, until more detailed biosystematic studies of the genus are completed.

Group I. Eurasian 2n = 54 chromosome sheep — European mouflon (Ovis musimon) and Asiatic mouflon (Ovis orientalis)

Mouflon sheep of the western Palearctic, from the Mediterranean to northwestern and southern Iran, are usually characterized by ringed but not ridged horns, twisted either supracervically (heteronymous) with convergent tips (Asiatic or Armenian mouflon), or by "normal" (homonymous) twisting with divergent tips (Mediterranean or European mouflon). The throat ruff is black; in some forms a white "saddle patch" is present, and the small rump patch is sharply defined. Body size is small, but with relatively long legs and broad tail.

Group II. Eurasian 2n = 58 chromosome sheep — urial (Ovis vignei)

Urial sheep of Middle Asia, from northeastern Iran to Tadzhikistan and Afghanistan (and probably extending into northwestern India) usually possess "normal" horns with divergent tips, which are ridged as well as ringed or keeled. The throat ruff is white, and the small rump patch is poorly defined. Body size is intermediate, with relatively long legs, and a thin, light tail. Where the two types (mouflon and urial) meet in northcentral Iran, a narrow hybrid zone is formed, with sheep there having mostly "intermediate" horn form (sicklelike horns growing in one plane,

with the tips pointing toward the neck, rather than above, as in most Asiatic mouflons or below, as in most urials). Hybrids also possess a mixed, black-and-white throat ruff.

Group III. Eurasian 2n = 56 chromosome sheep —arkhar or argali (Ovis ammon)

Arkhar/argali sheep of Central Asia inhabit the Pamirs, Tyan Shan, and Altai mountains, and extend eastward through Tibet and Mongolia to China. They are characterized by normally twisting (homonymous) horns, often very long and/or massive, and often with widely divergent tips (as in *polii*), which are ringed, but not usually keeled. Body size is large, with long legs, a large, diffuse rump patch, and thin, light tail. In northern argali populations (Pamir, Tyan Shan, Altai) the throat ruff is scanty or absent, but at least some southern argalis (Tibet, China) have a well-developed white throat ruff.

Group IV. Amphiberingian (eastern Eurasian and western North American) 2n = 54 chromosome (as far as known) sheep — snow sheep (Ovis nivicola), thinhorn or Dall sheep (Ovis dalli) and bighorn sheep (Ovis canadensis)

These sheep are often placed in a separate subgenus, *Pachyceros*, characterized by a wide skull with relatively short facial region, and shallow lachrymal pit, with which is associated a vertical, half-moon shaped preorbital gland, in contrast to the slit-like horizontal preorbital gland found in the subgenus *Ovis*. Body size is moderate to large, stocky with relatively short legs. The rump patch is well-defined, and the tail broad and dark (except in O. *dalli);* there is no throat ruff. Horns are normally twisted, and moderately heavy to massive, with a well-developed lateral keel.

Future studies must determine possible range overlap between urial and mouflon sheep in southern Iran and between urial and arkhar/argali sheep in Ishkashim, southern Tadzhikistan and in Ladakh. Possible homologies between 2n = 54 chromosome domestic and Eurasian wild sheep *(musimon, orientalis)* and American wild sheep *(canadensis, dalli)* warrant further cytogenetic and breeding studies. The origin of North American sheep cannot be determined without chromosomal studies of O. *nivicola* including the isolated population on the Putoran plateau, O. *n. borealis* (NASONOV 1923; MICHURIN and MIRONENKO 1966).

On the basis of cytogenetic data we believe that urial sheep (2n = 58) may be the most primitive. Robertsonian centric fusion is a cytological event frequently observed in both wild and domestic Bovoidea (see WURSTER and BENIRSCHKE 1968; GUSTAVSSON 1969). Considerable direct and indirect evidence suggests that fusion rather than fission is the predominant mechanism for changes in diploid number in cattle, sheep and goats, and it seems proable that the 2n = 58 of urial sheep is most representative of the ancestral sheep chromosome complement and that the sheep with 2n = 56 and 2n = 54 karyotypes evolved from the former. This view is consistent with GEIST's (1971a) hypothesis, based on behavioral and morphological data, that the Barbary sheep *(Ammotragus lervia)* with 2n = 58, may have been ancestral to true sheep *(Ovis)*.

It is possible that the present range of urials is smaller than in the past; it is notable that the present range of 2n = 58 urials occupies a region which did not undergo severe glacial and climatic changes during the Pleistocene. Farther west, in the Main Caucasus, certain areas of the Little Caucasus, and in the Alps, glaciation was extensive; it was through this region that 2n = 54 chromosome mouflons must have dispersed to Corsica and Sardinia, and such mouflons or their ancestors lived or now live there. Similar strong glaciation occurred in the higher mountains of the

Karakoram, Pamirs, Tibetan periphery, Tyan-Shan, and southern Siberia, where 2n = 56 chromosome arkhar/argali sheep now live. We think that evolution of the sheep in the regions west of Iran and Afghanistan was in the direction of decreasing size, becoming mouflon-like and developing into a 2n = 54 chromosome form, whereas in the east, in the high mountains of Central Asia and southern Siberia, sheep evolved larger body and horn size of the arkhar/argali with 2n = 56 chromosomes. The evolution of larger body size, and in particular, very large horns, in arkhar/argali and in amphiberingian sheep dispersing into formerly glaciated areas is discussed by GEIST (1971b).

There are several alternative explanations for this geographic pattern. First, ancestral sheep with 2n = 58 originating in Middle Asia (northeastern Iran, Turkmeniya, Tadzhikistan, Afghanistan, Pakistan) may have developed a polymorphism that included animals with 2n = 58, 57, 56, 55 and 54. Subsequently, sheep with successively lower diploid numbers (2n = 56—54) spread both westward toward the Mediterranean and eastward into Mongolia, eastern Siberia and thence to North America. A second explanation postulates development of 2n = 56 und 54 karyotypes from different geographic isolates of the ancestral 2n = 58 population. Based on the latter hypothesis we predict that a 2n = 56 will predominate in populations of argali throughout their distribution, and that O. *nivicola* will be characterized by either 2n = 56 or more probably 2n = 54 since it is regarded as more similar to North American sheep (CAERNYAVSKII 1962).

Recently, GEIST has, on the basis of independent behavioral evidence, also postulated that urial sheep are primitive. He suggests that mouflons and amphiberingian sheep (2n = 54) are both derived from urials in an early radiation of *Ovis,* and that arkhar/argali (2n = 56) are more recently evolved from urial stock (1971a; pers. comm.). We tend, instead, to agree with GROMOVA (1936), who considered mouflon sheep to be quite recent forms. Fragmentary paleontological data are very interesting in demonstrating that during the Middle Pleistocene large sheep, very different from later mouflons, lived in the Main Caucasus, Transcaucasus (Binagadi) and the mountains of Crimea (GROMOVA 1935; VERESHCHAGIN 1959), and are perhaps evidence of a more extensive distribution of 2n = 58 urial ancestors of the present *Ovis;* HERRE and KESPER (1953) believed that larger mid-Pleistocene sheep gave rise to smaller mouflon-like sheep in Europe. Additionally, "mouflon" are reported from North Africa during the Pleistocene (KURTÉN 1968), but insufficient information is presented to ascertain whether these might also have differed from modern 2n = 54 mouflon. On the other hand, our concept of the evolution of amphiberingian snow, thinhorn and bighorn sheep in eastern Siberia and North America does not contradict the view of COWAN (1940), or STOCK and STOKES (1969) based on fossil cranial and horn morphology, or of GEIST (1971a), based on behavioral data.

Geographical Distribution

There is no adequate map of the distribution of wild sheep in the Holarctic, although the distributions of O. *dalli* and O. *canadensis* have been accurately mapped in North America (HALL and KELSON 1959). Comparatively satisfactory information on the recent distribution of snow sheep is given in SOKOLOV's review (1959) and in other recent studies (PORENKO et al. 1963; EGOROV 1965). We have summary maps of the distribution of wild sheep in the USSR (BOBRINSKII et al. 1944, 1965) or portions there of (AFANAS' EV et al. 1953). The range of wild sheep in Asia south of the USSR has scarcely been studied and even TSALKIN's fundamental work has no map of the geographical distribution of sheep; the only available map (PFEFFER 1967) is too schematic.

Tsalkin's monograph (1951) contains many known localities for wild sheep. Unfortunately, they are very difficult to map because of frequent changes in, and confusing transcription of, place names. In addition to the above, the following sources were used to compile Figure 5: Ellerman and Morrison-Scott (1951) (general); Pfeffer (1967) *(musimon* in the Mediterranean); Hall (1966) *(anatolica* in central Turkey); Sarkisov (1941, 1944); Radde (1899); Vereshchagin (1959) *(gmelinii* in eastern Turkey, Transcaucasus and northwestern Iran); Burrard (1925) *(hodgsonii* in Tibet) Nadler and Lay's unpublished data were also included in circumscribing the range of Iranian sheep. The unpublished observations of N. N. Vorontsov, G. N. Sapozhnikov and K. V. Korobitsina were utilized in defining the range of sheep in Middle Asia, Kazakhstan and southern Siberia. Distribution of sheep in Central Asia is based on Bannikov (1954) and on Allen's data (1940) which, while good, are poorly mapped; the reports of Russian expeditions in Central Asia (Pevtsov 1879; Roborovski 1900; Kozlov 1905) were also employed.

We regard this map (Fig. 5) as a first approximation to the original Holocene distribution of wild sheep. What is most significant is that the range of sheep in southern Asia at present and in the recent past consists of a series of "rings". Temporal disjunctions between these rings, and consequent weakening or interruption of gene flow has stimulated divergence of various populations.

Distribution of Mouflon Sheep

The connection of Corsica and Sardinia with Europe dates back to the Middle Pleistocene (Furon 1959); possibly it was then that mouflons spread to these islands. The Pleistocene range of sheep in the Main and Little Caucasus formed part of a ring connecting the present range of *gmelinii* with that of *anatolica;* the connections seem to have been lost only in the past few centuries.

The series *gmelinii-isphaganica-laristanica* consitutes the western half of the Iranian distribution ring, encircling the Dasht-I-Lut and Dasht-I-Kavir deserts. Discovery of the hybrid zone between $2n = 54$ and $2n = 58$ chromosome sheep in the Elburz Mountains suggests that in northern Iran this ring has long been incomplete and was probably joined in the Holocene, perhaps as a result of the wasting of glaciers in central Elburz.

Distribution of Urial Sheep

The eastern part of the Iranian ring of sheep, which connects the Turkmeniyan-Khorassan mountains *(dolgopolovi, varenzovi)* and north Afghan portion of that range with Laristan *(laristanica)* and Baluchistan, passes (or previously did) to the east of the Dasht-I-Lut desert along the Ezdegerd, Kalat, Gamshadzai, Bageran (= Bagiran) and Palangan mountains and the Sepkheg plateau. In Afghanistan the sheep range borders the Dasht-I-Margo and Registan deserts, to the north of which lives typical *cycloceros* in the mountainous regions of northeastern Afghanistan (Khazardzat, Kohistan, Nuristan). To the southwest *blanfordi* ranges; forms intermediate between *cycloceros* and *varenzovi* are farther north. Somewhere along these north-south trending mountains a zone of potential contact between ranges of $2n = 54$ and $2n = 58$ chromosome sheep may exist. Of great interest is the report by Harrison (1968) of a urial-type sheep from the mountains of Oman on the Arabian peninsula opposite Laristan and Baluchistan. This relict distribution may represent a urial population which had a wider distribution in the most recent glacial period, and became isolated with rising sea level in the Persian Gulf at the end of the Würm-Wisconsin (see above).

The range of the steppe form, *arkal,* diverges from that of Kopet Dagh *varenzovi,* through the Little and Great Balkhan across the Krasnovodsk plateau northward to the Mangishlak peninsula. Quite recently sheep were distributed through the mountains

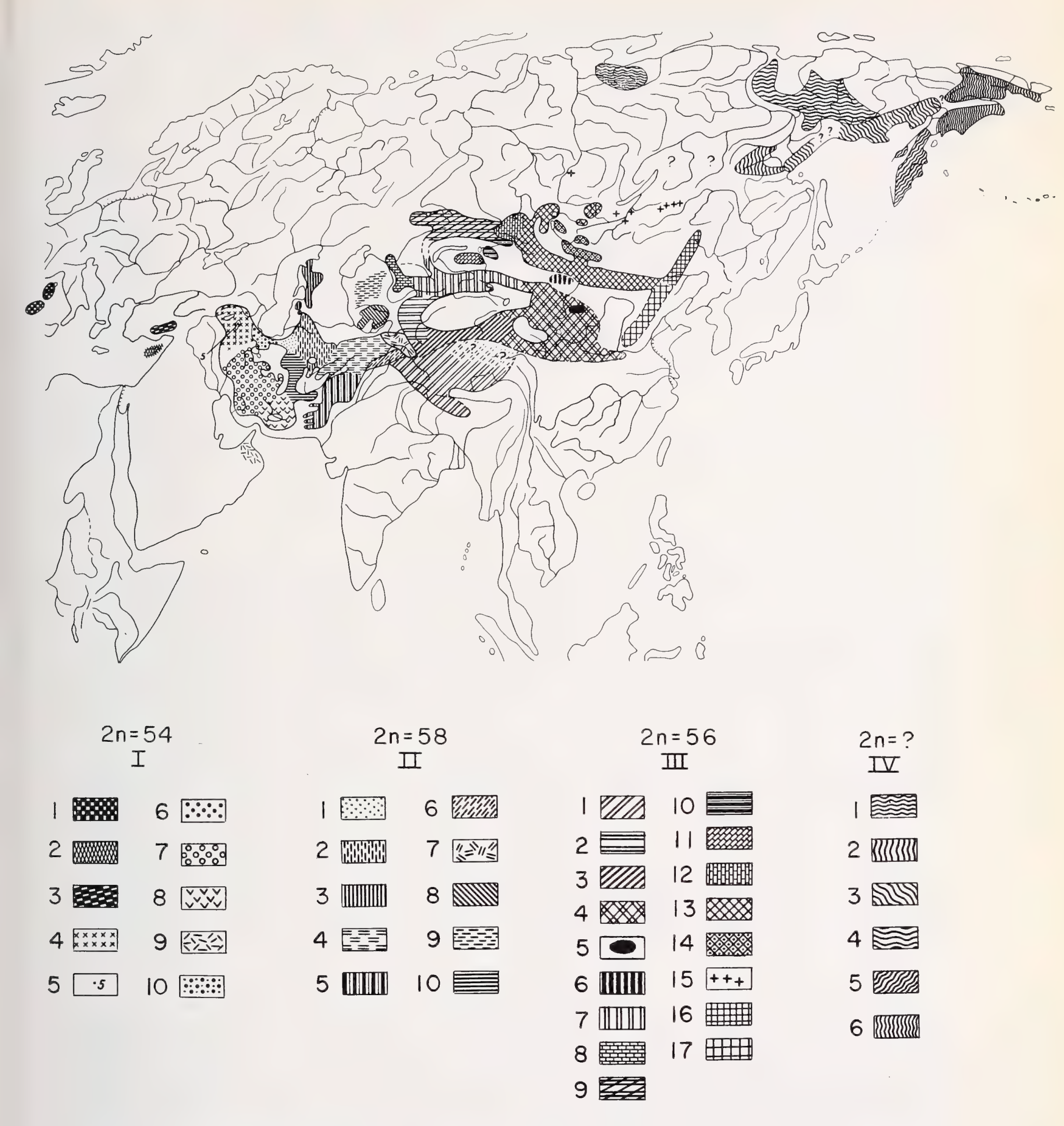


Fig. 5. Map of the distribution of wild sheep in the Old World. — I. Distribution of mouflon sheep (2n = 54): 1–*O. m musimon;* 2–*O. m? ophion;* 3–*O. orientalis anatolica;* 4–*O. o. gmelinii;* 5–*O. o. urmiana;* 6–*O. o. orientalis;* 7–*O. isphaganica;* 8–*O. o. laristanica;* 9–*O. ssp?* 10–hybrid zone. — II. Distribution of urial sheep (2n = 58): 1–*O. vignei dolgopolovi;* 2–*O. v. varenzovi;* 3–*O. v. arkal;* 4–*O. v. cycloceros;* 5–*O. v. blanfordi;* 6–*O. v. punjabiensis;* 7–*O. v. vignei;* 8–*O. v. bochariensis;* 9–*O. v.? severtzori;* 10–*O. ssp?* – III. Distribution of arkhar/argali sheep (2n = 56): 1–*O. ammon hodgsonii;* 2–*O. a. poili;* 3–*O. dalai-lamae;* 4–*O. a. darwini;* 5–*O. a. kozlovi;* 6–*O. a. intermedia;* 7–*O. a. karelini;* 8–*O. a. nigrimontana;* 9–*O. a. collium;* 10–*O. a. sairensis;* 11–*O. a. littledalei;* 12–*O. a. ammon;* 13–*O. a. przevalskii;* 14–*O. a. mongolica;* 15–*O. a. dauricus;* 16–*O. a. jubata;* 17–*O. a. ssp?* — IV. Distribution of snow sheep (2n = ?): 1–*O. nivicola borealis;* 2–*O. n. potanini;* 3–*O. n. alleni;* 4–*O. n. lydekkeri;* 5–*O. n. nivicola borealis;* 6–*O. n. ssp?*

of the northwestern Kara-Kum (Chelyungkri plateau, Kaplakir, Karabaur); it is possible that in the region of the southeastern Ust-Urt chink (= arroyo), near the delta of the Amu-Darya, the range of *arkal* almost merged with the range of *severtzovi*, which extended westward from the mountains of the central Kizil-Kum, and may have reached Sultanizdag (north of Biruni).

The range of *vignei* includes Ishkashim, Little Tibet and, perhaps, Ladakh, merging on the west with *cycloceros*. To the south of the region inhabited by *vignei*, the form *punjabiensis* now lives, throughout Kashmir and the Potwar plateau. Sheep also penetrated into the region of the Sulaiman mountains, from the east encircling the valley between the Kabul and Indus rivers and from the west, through Waziristan.

The ranges of *vignei* and *bochariensis* in western Tadzhikistan are connected by a narrow mountainous strip through Badakhshan (in Afghanistan) and the Khazratishakh ridge. The range of the latter form is connected with the mountainous central Kizil-Kum (Kul'dzhuktau, Tamditau, Bukantau and others), inhabited by *severtzovi*, through the Nuratau range. Parenthetically, it should be noted that the placement of *severtzovi* in the urial group, as done by Tsalkin (1951) and Sokolov (1959) is somewhat uncertain, and other authors consider it to be an arkhar/argali (Nasonov 1911; Ellerman and Morrison-Scott 1951; Clark 1964; Carruthers 1949).

Distribution of Arkhar/Argali Sheep

The Ishkashim region in Tadzhikistan is inhabited by small urial sheep whose range meets and may even overlap the range of large arkhar/argali sheep. (This zone of potential overlap is discussed in greater detail in Vorontsov et al. 1972b). The range of the latter is also composed of a series of ring and half-ring distributions. The wild sheep of the Tibetan Plateau are southern argalis, *hodgsonii* (Engelmann 1938); they meet the ranges of *darwini* on the northeast, *dalai-lamae* on the north, and perhaps *polii* on the northwest and west. The range of *polii* and of *hodgsonii* overlap or contact with the range of *vignei* (Burrard 1925; Kinloch 1892). In the north the range of *polii* merges with the range of the Tvan-Shan race *karelini;* the latter encircles Kashgariya to the north, meeting the range of *darwini*, which in turn merges with *kozlovi* in the Yabarai and Beishan mountains. To the west, the form *karelini* intergrades with *nigrimontana* of the low-lying Kara-Tau mountains of Kazakhstan. The range of *karelini* also joins that of *collium*, which inhabits the hills of Kazakhstan, through the Chu-Iliiskii mountains. Encircling the Lake Balkhash region from the south, the range of *karelini* comes close to contact with the range of *littledalei* in the Dzhungarskii Ala Tau, and the latter form in turn approaches *sairensis* of the Saur Mountains through the Barlik and Dzhair (= Chierh) ranges. The range of *sairensis* joins that of *collium* in the Tarbagatai Mountains, thus closing the distribution ring around Lake Balkhash from the north, while at the same time bordering the Zaisan depression on the south. In the Kalbinskii Altai, the range of *collium* reaches that of *ammon* (s. str.) of the southwestern Altai and the range of *ammon* in turn meets that of *przevalskii* inhabiting the Sailyugem Mountains and the Mongolian Altai. This portion of the range surrounds Dzhungariya on the north and the depression of the northwestern Mongolian lake region on the southwest. Further east in the Altai and western Sayan mountains, *ammon*, or *przevalskii* merges, across the Tannu-Ola Mountains, with the range of the southern form *mongolica* in the Khangai (= Hangay) mountains.

As late es the 18th century argali sheep lived in Selengan Dauriya and the mountains adjacent to the Ononskaya steppe, and thus probably formed a continuous wild sheep range from the Sayan Mountains through Transbaikaliya, and joined the range of *mongolica* of the Khangai (= Hangai) via the Khentai (= Henteyn) moun-

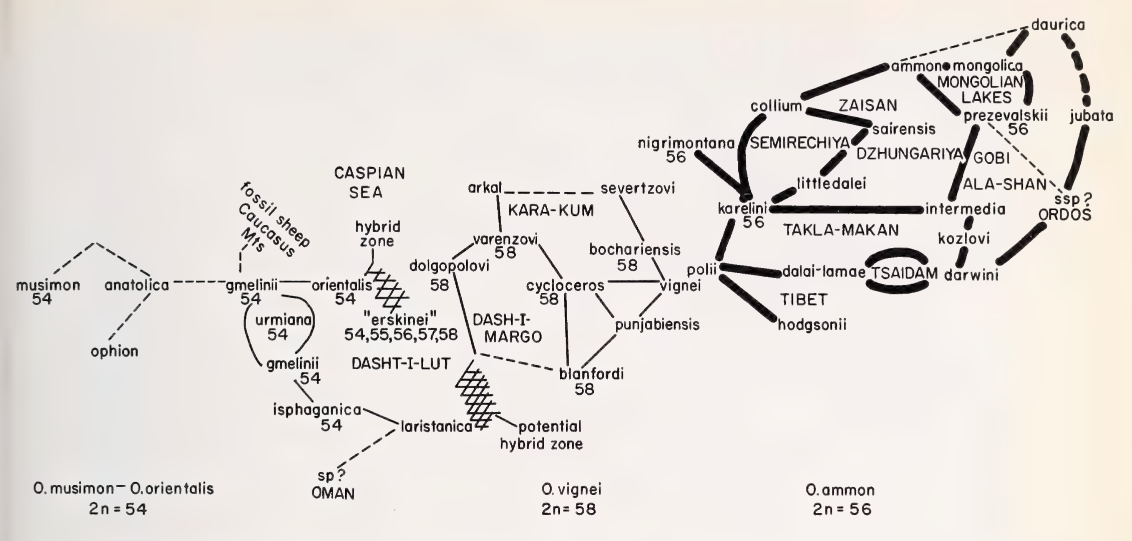


Fig. 6. Schematic distribution of wild sheep in southern Eurasia showing inter-linked rings and half-rings of populations (hybrid zones indicated by cross-hatching)

tains (Heptner et al. 1961). Finally, it is possible to interpret the remains of sheep in eastern Transbaikaliya *(dauricus)* as evidence of former connection between the range of the southern argali, *jubata,* of the Great Khingan (= Hingan) mountains and the historical range of argali sheep in western Transbaikaliya. It should also be noted that sheep are distributed in the Central Asian mountains bordering the Kashgariyan, Tsaidam, Ala-Shan and Gobi deserts, and probably link the southern and northern populations of argalis.

Thus, the total distribution area of wild sheep in the southern Palearctic has an interconnected structure consisting of multiple interlinked rings and half-rings (Fig. 6), in this respect resembling the well-known case of *Larus argentatus - cachinnans - fuscus* (Stresemann and Timofeev-Ressovsky 1947; Timofeev-Ressovsky and Stresemann 1959). Past breaks in the links of the rings and their periodic restoration resulted in intensive differentiation between populations. According to Kolmogorov (1935), it is precisely such a semi-isolated structure of the distribution of a species which results in high rates of evolution.

Domestication of Sheep

Questious concerning the origins of domesticated sheep may also be reevaluated using chromosomal data. Reed (1960) and Perkins (1964) both believed that archeological evidence pointed to Asiatic mouflons as the ancestors of domestic sheep. On the other hand, Zeuner (1963) suggested that wild urials from the Aralo-Caspian basin were first domesticated and that they later spread throughout the Middle East and to Europe; a second group of sheep originated from mouflon stock (2n = 54) and then spread to Europe, thus intermingling with the stock derived from urials. Farther east in India, Tibet and eastern Asia, domestic sheep were believed to have evolved primarily from urial (2n = 58) stock with some admixture of arkhar/argali (2n = 56) genes.

Karyotypes are identical (2n = 54) in all breeds of domestic sheep, and in subspecies of wild sheep of the mouflon type *(musimon, gmelinii, urmiana, orientalis, isphaganica, laristanica)* thus far studied. Their karyotypes markedly differ from those of urial sheep *(dolgopolovi, varenzovi, bochariensis, cycloceros)* (2n = 58) as

well as from the arkhar/argali sheep *(przevalskii, nigrimontana)* (2n = 56). Taken together, this supports the Reed-Perkins hypothesis that sheep domestication proceeded to the west of a line extending from the Caspian to the Gulf of Oman and that urial and arkhar/argali sheep should not be considered among the ancestors of domestic sheep. Modern archeological data show that the domestication of sheep preceded that of the other hooved animals, possibly even goats, with the earliest findings of domestic sheep in the Near East dating back to the ninth millenium B. C. (Tsalkin 1968; Reed 1969). This conclusion is also supported by a comparison of transferrins which showed greater similarities between domestic sheep and wild sheep (2n = 54) from northwestern Iran (Lay et al. 1971).

It is known that the cultures of the nomads of Central and Middle Asia and Kazakhstan relied primarily upon sheep and horse breeding. Previously, Benirschke and co-workers (1965, 1967) demonstrated that the wild Przhevalskii's horse, *Equus przewalskii*, has 2n = 66 whereas the domestic horse, *E. caballus* has 2n = 64. The data available (Sokolov 1959; Heptner et al. 1961) seem to indicate extensive hybridization between the wild horse (tarpan, *E. caballus gmelini* Antonius) of the southern Russian steppes and domestic horses. This suggests the possibility of karyotypic similarity between the domestic horse and tarpan, and many authors following Gromova (1949), recognize two species of wild horses. Implicit from these data is the interpretation that horse domestication occurred west of the Ural river.

Thus, judging from cytogenetic data, sheep domestication may have taken place in the regions north and northeast of the Mediterranean and/or in the Near East, while that of horses occurred in the steppes of eastern Europe. Sheep and horse breeding was a secondary event in the cultures of Kazakhstan, Middle Asia and Central Asia, whose nomadic life was, however, closely connected with breeding of these animals. The introduction of sheep breeding into Middle Asia dates as far back as the fifth-sixth millenia B.C. (southern Turkmeniya, Dzheiton culture, Chagilli-depe settlement in Kopet Dagh, radiocarbon date 5036 ± 100 years B. C., Tsalkin 1970a, 1970b), *i. e.*, at least three-four thousand years after the domestication of this species in the Near East (Perkins 1964; Tsalkin 1970b).

Acknowledgements

Results reported herein are part of a joint research project sponsored by the US National Academy of Sciences and the Academy of Sciences of the USSR, and supported by the Institute of Biology and Pedology, Far East Center, USSR Academy of Sciences, Vladivostok, the Institute of Cytology and Genetics, Siberian Branch USSR Academy of Sciences, Novosibirsk (D. K. Belyaev, Director), and by the US National Science Foundation (GB–16924, GB–29131). We thank Drs. E. A. Lyapunova, Yu. K. Garelov, E. Yu. Ivanitskaya, G. N. Sapozhnikov and R. I. Sukernik, as well as C. F. Nadler jr. and other members of the 1971 Soviet-American Expedition for their assistance in both field and laboratory. The Game and Fish Department of Iran, through its Director, Eskandar Firouz, greatly assisted our field studies in that country. Dr. T. C. Hsu, M. D. Anderson Hospital, Houston, Texas, grew skin biopsies of several specimens for us. Dr. V. Geist, University of Calgary, Alberta, Canada, and Dr. C. A. Reed, University of Illinois, Chicago, both made suggestions which markedly improved the paper, though they may not agree with all of our inferences.

Summary

Old World wild sheep may be divided into four groups, with different diploid chromosome numbers and morphological characters. There are, from west to east, mouflon (2n = 54) in the Mediterranean region and the Near East; urial (2n = 58) in Middle Asia from eastern Iran to Tadzhikistan and probably West Pakistan; arkhar/argali (2n = 56) in Middle and Central Asia; and snow sheep (2n = ?) (subgenus *Pachyceros)* in eastern Siberia. The systematic status of sheep from Europe to Central Asia (subgenus *Ovis)* remains uncertain; in this broad area

wild sheep are distributed in interconnected rings many of which have been repeatedly broken and rejoined during the Pleistocene, leading to differentiation of isolates and subsequent introgression. Domestic breeds of sheep so far studied all appear to be derived from a mouflon (2n = 54) ancestor in the Near East.

Zusammenfassung

Cytogenetische Differenzierung, geographische Verbreitung und Domestikation paläarktischer Schafe (Ovis)

Die Altweltschafe können in vier Gruppen mit unterschiedlichen diploiden Chromosomenzahlen und morphologischen Merkmalen untergliedert werden: Von Westen nach Osten Mufflon (2n = 54) in der Mittelmeerregion und im Nahen Osten; Urial (2n = 58) in Mittelasien vom östlichen Iran bis Tadzhikistan und wahrscheinlich Westpakistan; Argali/Arkar (2n = 56) in Mittel- und Zentral-Asien; Schneeschaf (2n = ?) (Subgenus *Pachyceros*) in Ostsibirien. Der systematische Status der Schafe von Europa bis Zentralasien (Subgenus *Ovis)* bleibt ungewiß; in diesem großen Areal sind die Wildschafe in untereinander verbundenen Ringen verbreitet, von denen viele mehrfach in Pleistozän unterbrochen und wieder verbunden wurden, das führte zur Bildung von Isolaten und nachfolgender Introgression. Hausschafe, soweit untersucht, scheinen von einem Mufflonvorfahren (2n = 54) im Nahen Osten abzustammen.

Literature

Afanas' ev, A. V.; Bazhanov, V. S.; Korelov, M. N.; Sludskii, A. A.; Strautman, E. I. (1953): Zveri Kazakhstana. Alma-Ata, SSR: Akad. Nauk Kazakh.

Allen, G. M. (1940): The mammals of China and Mongolia. (Natural history of Central Asia). Vol. **11**, part 2. New York: Amer. Mus. Nat. Hist.

Bannikov, A. G. (1954): Mlekopitayushchie Mongol'skoi Narodnoi Respubliki. Moscow: Akad. Nauk.

Benirschke, K.; Malouf, N.; Low, R. J.; Heck, H. (1965): Chromosome complement: differences between *Equus caballus* and *Equus przewalskii,* Poliakoff. Science, **148,** 382—383.

Benirschke, K.; Malouf, N. (1967): Chromosome studies of Equidae. In: Equus. Vols. **1**, **2**, 253—284. Ed.: H. Dathe.

Bobrinskii, N. A.; Kuznetsov, B. A.; Kuzyakin, A. P. (1964): Opredelitel' mlekopitayushchikh SSSR. Moscow. Sovetskaya.

— (1965): Opredelitel' mlekopitayushchikh SSSR. Proveshchenie, Moscow.

Bogolyubskii, S. N. (1959): Proiskhozhdenie i preobrazovanie domashnikh zhivotnikh. Moscow. Sovetskaya Nauka.

Burrard, G. (1925): Big game hunting in the Himalayas and Tibet. London: Herbert Jenkins.

Butarin, N. S. (1935a): Khromosomnii kompleks arkhara *(O. p. karelini* Sev.) i kurdyuchovo barana (predvaritelnie dannie). In: Rumiantsev, V. F.; Butarin, N. S. and Denisov, V. F.: Vidovaya gibridizatsiya domashnikh zhivotnikh s dikhimi vidami. 77—86.

(1935b): The chromosome complex of arkhar (O. *polii karelini* Sev.), kurdiuchny ram *(Ovis steatopyga)* and their F_1 hybrid. Comptes Rendus (Doklady) de l'Acad. des Sci. de l'URSS. Nouv. Ser. **4**, 287—290.

Carruthers, D. (1949): Beyond the Caspian. A naturalist in Central Asia. Edinburgh: Oliver and Boyd.

Chernyavskii, F. B. (1962): O sistematicheskikh vzaimootnosheniyakh i istorii snezhnikh baranov starovo u novovo sveta. Byul. Mosk. Ob-va. Ispit. Prirodi, Otd. Biol. **67**, 17—26.

Clark, J. L. (1964): The great arc of the wild sheep. Norman. Univ. Oklahoma Press.

Cowan, I. McT. (1940): Distribution and variation in the native sheep of North America. Amer. Midl. Nat., **24**, 505—580.

Egorov, O. V. (1965): Dikie kopitnie Yakutii. Nauka, Moscow.

Ellerman, J. R.; Morrison-Scott, T. C. S. (1951): Checklist of Palaeartic and Indian mammals, 1758—1946. London: Brit. Mus. (Nat. Hist.).

Engelmann, C. (1938): Über die Großsäuger Szetschwans, Sikongs und Osttibets. Z. Säugetierkunde **13**, 1—76.

Furon, R. (1959): La Paleogeographie. Essai sur l'evolution des continents et des oceans. Paris: Payot.

Geist, V. (1971a): Mountain sheep. A study in behavior and evolution. Chicago: Univ. Chicago Press.

— (1971b): The relation of social evolution and dispersal in ungulates during the Pleistocene, with emphasis on the Old World deer and the genus *Bison*. Quatern. Res. **1**, 283—315.
Gmelin, S. G. (1774): Reise durch Rußland. St. Petersburg.
Gromova, V. E. (1935): Über Funde von Wildschafen und Wildziegen in den Quartärenablagerungen der Krim. Comptes Rendus (Doklady) de l'Acad. Sci. de l'URSS. Nouv. Ser. **4**, 105—108.
— (1936): Über Kraniologie und Geschichte der Gattung Ovis. Duerst-Festschrift, Bern, 81—91.
— (1949): Istoriya loshadei (roda Equus) v Starom Svete. Tr. Paleontol. Inst., AN SSSR, **17**, 5—161, 1—373.
Gustavsson, I. (1969): Cytogenetics, distribution and phenotypic effects of a translocation in Swedish cattle. Hereditas, **63**, 68—169.
Hall, E. R. (1969): Wildlife preservation in Turkey. Defenders of Wildlife News, Jan. — Feb. — Mar. 1969, 53—56.
Hall, E. R.; Kelson, K. R. (1959): The mammals of North America. New York: Ronald Press.
Haltenorth, T. (1963): Klassifikation der Säugetiere: Artiodactyla I (18), 1—167. In: Handbuch der Zoologie. Eine Naturgeschichte der Stämme des Tierreiches. Berlin: Walter de Gruyter.
Harrison, D. L. (1968): On three mammals new to the fauna of Oman, Arabia, with the description of a new subspecies of bat. Mammalia, **32**, 317—325.
Heptner, V. G.; Nasimovich, A. A.; Bannikov, A. G. (1961): Mlekopitayushchie Sovetskovo Soyuza. Vol. 1: Parnokopitnie i neparnokopitnie. Moscow: Visshaya Shkola.
Herre, W.; Kesper, K. D.: Zur Verbreitung von *Ovis ammon* in Europa. Zool. Anzeiger, **151**, 204—209.
Kinloch, A. A. A. (1892): Large game shooting in Thibet, the Himalayas, northern and central India. (3rd ed.). Calcutta: Thacker, Spink.
Kolmogorov, A. (1935): Deviations from Hardy's formula in partial isolation. Comptes Rendus (Doklady) de l'Acad. Sci. de l'URSS. Nouv. Ser. **3**, 129—132.
Kozlov, P. K. (1905): Mongoliya i Kitai. Trudi ekspeditsii Imperatorskovo Russkovo Geograficheskovo Obshchestva. (2nd ed. 1947), Vol. **1**, pt. 1. St. Petersburg, Moscow: Geografgis.
Kurtén, B. (1968): Pleistocene mammals of Europe. Chicago: Aldine.
Lay, D. M.; Nadler, C. F.; Hassinger, J. D. (1971): The transferrins and hemoglobins of wild Iranian sheep (*Ovis* Linnaeus). Comp. Biochem. Physiol., **40 B**, 521—529.
Lydekker, R. (1898): Wild oxen, sheep and goats of all lands. London: Rowland Ward.
— (1912): The sheep and its cousins. London: G. Allen.
— (1913): Catalog of the ungulate mammals in the British Museum (Natural History). Vol. **1**: Artiodactyla, Family Bovidae . . . London: Brit. Mus. (Nat. Hist.).
Manna, G. K.; Talukdar, M. (1965): Somatic chromosome number in twenty species of mammals from India. Mammal. Chrom. Newsl., **17**, 77—78.
Michurin, L. N.; Mironenko, O. N. (1966): O tolstoroge *(Ovis nivicola borealis* Severtzov, 1873) v gorakh Putorana. Zool. Zhur., **45**, 1736—1738.
Nadler, C. F. (1971): Chromosomes of the Dall sheep, *Ovis dalli dalli* (Nelson) J. Mammal., **52**, 461—463.
Nadler, C. F.; Lay, D. M.; Hassinger, J. D. (1971): Cytogenetic analyses of wild sheep populations in northern Iran. Cytogenetics, **10**, 137—152.
Nasonov, N. V. (1911): Muflon i bliskie k nim formi dikikh baranov. Izv. Imperatorskoi Rossiiskoi Akad. Nauk. 1267—2196.
— (1923): Geograficheskoe rasprostranenie dikikh baranov Starovo Sveta. St. Petersburg: Akad. Nauk SSSR.
Perkins, D., jr. (1964): Prehistoric fauna from Shanidar, Iraq. Science, **144**, 1565—1566.
Pevtsov, M. V. (1879): Putevie ocherki Chzhungarii. Omsk: Zapiski Zapadno-Sibirskovo Otdela Russkovo Geograficheskovo Obshchestva.
Pfeffer, P. (1967): Le mouflon de Corse *(Ovis ammon musimon* Schreber, 1782); Position systematique, ecologie et ethologie comparees. Mammalia.
Portenko, L. A.; Kishchinskii, A. A.; Chernyavskii, F. B. (1963): Mlekopitayushchie Koryatskovo nagor'ya. Moscow—Leningrad: Akad. Nauk.
Radde, G. I. (1899): Kollektsii Kavkazskovo Muzeya. Zoologiya, **1**.
Reed, C. A. (1960): A review of the archaeological evidence on animal domestication in the prehistoric Near East. In: Braidwood, R. J. and Howe, B. (eds): Prehistoric investigations in Iraqi Kurdistan. Stud. Ancient Orient. Civil., Orient. Inst., Chicago, **31**, 119—145.
— (1969): The pattern of animal domestication in the prehistoric Near East. In: Ucko, P. J. and Dimbleby, G. W., (eds.): The domestication and exploitation of plants and animals. 361—380. Chicago: Aldine.

Roborovski, V. L. (1900): Trudi ekspeditsii Imperatorskovo Russkovo Geograficheskovo Obshehestva po tsentralnoi Asii. (2nd ed., 1949), pt. 1: Puteshestvie v Vostochni Tyan-Shan i Nan-Shan. Geografgis, Moscow.
Sarkisov, A. A. (1941): O geograficheskom rasprostranenii *Ovis ophion armeniana* Nas. Soobshch. Akad. Nauk. Gruz. SSR, **2**, 277—283.
— (1944): O kopitikh Irana. Tr. Erevansk. Zool. Parka, Akad. Nauk Armyansk. SSR, **1—2**, 5—51.
Schmitt, J.; Ulbrich, F. (1968): Die Chromosomen verschiedener Caprini Simpson, 1945. Z. Säugetierkunde, **33**, 180—186.
Severtsov, N. A. (1873a): Vertikal'noe i gorizontral'noe raspredelenie Turkestanskikh zhivotnikh. (Kratkii obzor gornikh baranov). Izv. Ob-va. lyubit. est., antrop., i etnogr. (2nd ed., 1953), vol. **8.** Moscow: Inst. Geogr., Akad. Nauk.
— (1873b): Arkari (gornie barani). Priroda, **1**, 144—245.
Sokolov, I. I. (1959): Kopitnie zveri (otryadi Perrisodactyla i Artiodactyla). Fauna SSSR, Mlekopitayushchie. Vol. **1**, pt. 3. Moscow—Leningrad: Akad. Nauk.
Stock, A. D.; Stokes, W. L. (1969): A re-evaluation of Pleistocene bighorn sheep from the Great Basin and their relationship to living nembers of the genus *Ovis.* J. Mammal., **50**, 805—807.
Stresemann, E.; Timofeev-Ressovsky, N. W. (1947): Artentstehung in geographischen Formenkreisen. I. Der Formenkreis *Larus argentatus-cachinnans-fuscus.* Biol. Zentr. **66**, 57—76.
Timofeev-Ressovsky, N. W.; Stresemann, E. (1959): Vidoobrazovanie v tsepi podvidov nastoyashchikh chaiek gruppi serebristaya-khokhotunya-klusha. Byul. Uralskovo Otdeleniya Mosk. Ob-va. Ispit. Prirodi, Sverdlovsk, **2**, 99—116.
Tsalkin, V. I. (1951): Gornie barani Evropi i Azii. Izd. Mosk. o-va ispit. prirodi **5**, 344, M.
— (1968): Proiskhozhdenie domashnikh zhivotnikh v svete dannikh sovremennoe arkheologii. V knige: Soveschanie, posvyaschennoe 100-letiyu vihoda va svet knigi Ch. Darvina. Izmenenie zhivotnih i rastenyi pod vliyaniem odomashnivaniya. Tezisi dokl., 35—40. Izd-vo Mosk. Un-ta.
— 1970a): Drevneishie domashnie zhivotnie Srednei Asii. Soobsch. I, Bull. Mosk. o-va ispit. prirodi, nov. ser., otd. biol. **75** (I), 145—159; Soobsch. II, tam zhe, **75** (II), 120—136.
— (1970 b): Drevneishie domashnie zhivotnie Vostochnoi Evropi. Moscow: Nauka.
Vereshchagin, N. K. (1959): Mlekopitayushchie Kavkaza. Moscow—Leningrad: Akad. Nauk.
Vorontsov, N. N.; Korobitsina, K .V.; Nadler, Ch. F.; Hoffmann, R.; Sapozhnikov, G. N.; Gorelov, Yu. K. (1972a): Khromosomi dikikh baranov i proiskhozhdenie domashnikh ovets. Priroda, Moscow, **3**, 74—82.
— (1972b): Tsitogeneticheskaya differentsiatsiya i granitsi vidov u nastoyashchikh baranov *(Ovis* s. str.) Palearktiki. Zool. Zhur. **51**, 1109—1122.
Wurster, D. H.; Benirschke, K. (1968): Chromosome studies in the superfamily Bovoidea. Chromosoma, **25**, 152—171.
Zeuner, F. E. (1963): A history of domesticated animals. London: Hutchinson.

Authors' address: C. F. Nadler, Dept. of Medicine, Northwestern University, Chicago, Illinois 60611, USA. R. S. Hoffmann, Museum of Natural History, University of Kansas, Lawrence, Kansas 66044, USA. K. V. Korobitsina and N. N. Vorontsov, Institute of Biology and Pedology, Far East Center, Academy of Sciences of the USSR, Vladivostok, USSR.

IUCN Publications news series No. 23 — Ed. by S. Herrero. **Bears.** Their Biology and Management. A selection of papers and discussions from the Second International Conference on Bear Research and Management held at the University of Calgary, Alberta, Canada, from 6 to 9 November 1970; IUCN Morges, 1972.

Vorträge und umfangreiche Diskussionen zur Biologie nach Feldbeobachtungen und zum Management von Braunbär, Baribal und Eisbär im einzelnen:

Berns, V. D., and Hensel, R. J.: **Radio Tracking Brown Bears on Kodiak Island.**

Individueller Aktionsraum 2,5—11,7 Quadratmeilen (8 Bären) während Sommer und Herbst. Ortsbewegung abhängig von Umweltbedingungen, Nahrungsangebot und der Saison, insbesondere Überwinterung.

Kemp, A. G.: **Black Bear Population Dynamics at Cold Lake, Alberta, 1968—70.**

78 bis 79 Bären auf 80 Quadratmeilen. Große Dichte zufolge günstigen und differenzierten Habitats; Mortalität 26,7 % Jungtiere, 36,7 % Jährlinge, 37,5 % Zweijährige, 12,5 % Adulte; Geschlechtsverhältnis 1:1.

Pearson, A. M.: **Population Characteristics of the Northern Interior Grizzly in the Yukon Territory, Canada.**

13 Weibchen haben 22 Jungtiere und Jährlinge, Wurfgröße durchschnittlich 1,58; Junge bleiben bis Mai des dritten Jahres bei der Mutter; Paarung Juni; Weibchen hatten ersten Oestrus mit 6¹/₄ Jahren; von 14 Jungtieren 11 als Jährlinge noch vorhanden, 10 noch im zweiten Jahr; Aktivitätsraum der Weibchen etwa 27 Quadratmeilen, eines Männchens 114 Quadratmeilen.

Pelton, M. R.: **Use of Foot Trail Travellers in the Great Smoky Mountains National Park to Estimate Black Bear *(Ursus americanus)* Activity.**

Wakefield, G. C.: **A Summary of the Black Bear Population Characteristics in Pennsylvania.**

Schädeluntersuchungen gejagter Bären; ältester 20³/₄ Jahre alt. Durchschnittsalter 4,18 Jahre. Dies als Anzeichen der Überjagung des Bestandes gewertet. Jagdzeit deswegen von 6 auf 3 Tage im Jahr 1969 reduziert, 1970 ganz gesperrt.

Greer, K. R.: **Grizzly Bear Mortality and Studies in Montana.**

Baylisascaris transfuga (85 %) und *Trichinella spiralis* (79—67 %) häufigste Parasiten der Bären. Routineblutuntersuchungen auf Bruzellose und Leptospirose negativ; ein Bär von zehn untersuchten hatte im Nierenfett Rest von Pestiziden.

Kistschinski, A. A.: **Life History of the Brown Bear *(Ursus arctos* L.) in Northeast Siberia.**

Referiert auch neue Literatur anderer sowjetischer Autoren; *Ursus a. piscator* heute vorwiegend zwischen 250—150 kg schwer und leichter; unter 40 schwerster Bär 285 kg; verlassen Winterlager zwischen Mitte April bis Anfang Mai, zuletzt Mütter mit Jungtieren; Nahrungsliste; suchen Winterlager auf etwa 2. Hälfte Oktober und im November, trächtige Weibchen früher als andere Bären; Lager in den Bergen, Brunstzeit Mai/Juni, Wurfgröße 1—3, meist 2, 4—5 sehr selten. Geschlächtsverhältnis 1 Männchen : 1,3 Weibchen. Praktisch alle Bären von Askariden befallen, die im Frühjahr fehlen können. Im Koryak-Hochland Trichinellose bei Menschen nach Genuß von Bärenfleisch.

Curry-Lindahl, K.: **The Brown Bear *(Ursus arctos)* in Europe: decline, present distribution, biology and ecology.**

Craighead, F. C. jr., and Craighead, J. J.: **Data on Grizzly Bear Denning Activities and Behavior obtained by using Wildlife Telemetry.**

Ausführliche Beschreibung der Technik; Bären suchen Winterlager vom letzten Drittel Oktober bis Mitte November auf; Höhlen meist an Nordhängen bewaldeter Gebiete; 6 Monate Winterruhe; Bären richten Höhlen schon im September ein; benutzen keine natürlichen Höhlen und Halbhöhlen, sondern graben sie selbst, oft an der Basis von Bäumen, Durchschnittsmaße 56 × 53 × 37". Keine Kot- oder Urinspuren in der Höhle. Bären verteidigen Höhle weder gegen Artgenossen noch gegen Menschen; Mütter mit Kindern verlassen Winterlager später als andere Bären; fressen im Frühjahr zunächst Kadaver verendeter Tiere, töten aber auch geschwächte Tiere bis zu Elchen, Wapiti, Bisons, zum Teil gemeinsam, Großtiere meist im tiefen Schnee angegriffen.

Folk, G. E. jr., Folk, M. A., and Minor, J. J.: **Physiological Condition of Three Species of Bears in Winter Dens.**

Während Winterschlaf bei Baribal und Grizzly-Bären verlangsamter Herzschlag, d. h. 8 Schläge pro Minute gegenüber 40 pro Minute während des normalen Schlafes im Sommer. Urinieren, koten, essen und trinken nicht während sechsmonatiger Winterruhe in Alaska; haben Kalorienreservoir in ihren Fettreserven; EKG ähnlich dem echter Winterschläfer; Verhältnisse beim Eisbären schwierig zu beobachten, aber ähnlich; Mangel an Fettdepot verhindert bei Eisbären die Winterruhe; können vermutlich aber ebenfalls Herzschlag verlangsamen, vielleicht sinkt auch Bluttemperatur (aber nur wenig) und Stoffwechselintensität. Temperatur in Baribalhöhe — 8 bis — 9° C, wenn Außentemperatur — 40 bis — 45° beträgt; Körpertemperatur bei Baribal nur bis auf 33° C absinkend.

Lentfer, J. W., Hensel, R. J., Miller, L. H., Glenn, L. P., and Berns, V. D.: **Remarks on Denning Habits of Alaska Brown Bears.**

Die meisten Höhlen in Erlen- und Weidendickicht mit hoher Schneedecke an Nord- (Kodiak) oder Osthängen (Alaska). Höhlenmaße ohne Eingang 5,3 breit, 7,3 lang, 3,9 feet hoch; kehren selten zur vorjährigen Höhle zurück.

Brooks, J. W.: **Infra-red Scanning for Polar Bear.**

Jonkel, C. J., Kolenosky, G. B., Robertson, R. J., and Russel, R. H.: **Further Notes on Polar Bear Denning Habits.**

Beschreibung von Sommerlager und -höhlen, Winterhöhlen, Erd- und Schneehöhlen; an der Manitobaküste der Hudson Bay gab es 1970 und 1971 100—150 Junge; Eisbärenmütter verlassen im Februar Höhlen, halten sich zunächst in der Umgebung auf, bauen neue Höhlen; 1,9 bis 1,8 Junge pro Wurf; gehen auf geradem Weg zur Küste. Eine Bärin trug ihr kleinstes Kind von drei Jungen rittlings über eine weite Distanz.

Larsen, T.: **Norwegian Polar Bear Hunt, Management and Research.**

Seit 1945 8000 Eisbären auf Spitzbergen getötet; neue Jagdgesetze seit 1. September 1970; Eisbärenpopulation der Welt auf 20 000 Tiere geschätzt.

Lentfer, J. W.: **Polar Bear-Sea Ice Relationships.**

Kistchinski, A. A., and Uspenski, S. M.: **Immobilization and Tagging of Polar Bears in Maternity Dens.**

Mittels "Cap-Chur gun" 12 Bärinnen mit Sernylan (1,2—1,8 mg/kg Körpergewicht) für 5—8 Stunden immobilisiert und durch Ohrmarken gekennzeichnet.

USPENSKI, S. M., and KISTCHINSKI, A. A.: **New Data on the Winter Ecology of the Polar Bear *(Ursus maritimus* Phipps) on Wrangel Island.**

Schneehöhlen im bergigen Gebiet, im oberen Teil der Hänge, meist bis 8 km von der Küste, ausnahmsweise bis 25/27 km weit abgelegen; mehrere Höhlen nahe beieinander (8—12 m), einmal 6 Höhlen auf 300 qm; Beschreibung zahlreicher Höhlen; Durchschnittswurfgröße 1,68 1,85; Gewicht der Jungtiere 4,5—12 kg; wenn die Winterhöhle eröffnet wird; erster Ausflug der Jungen nicht so sehr von ihrer Entwicklung als von Umweltfaktoren bedingt; verlassen Winterhöhle von März bis Anfang April; Reste von von Müttern getöteter und angefressener Säuglinge in Winterhöhle gefunden; dreimal Mütter beobachtet, die stehend ihr Kind außerhalb der Höhle säugten; 180—200 Bärinnen hatten Junge auf der Wrangelinsel im Winter 1969—1970.

FREE, S. L., and MCCAFFREY, E.: **Reproductive Synchrony in the Female Black Bear.**

BURGHARDT, G. M., and BURGHARDT, L. S.: **Notes on the Behavioral Development of the Two Female Black Bear Cubs: The First Eight Months.**

Fütterung und körperliche Entwicklung; Klettern und Fortbewegung; Koten und Urinieren; Verhalten zum Wasser; Spiel; Neugierverhalten; Ausdrucksverhalten.

HERRERO, S.: **Aspects of Evolution and Adaptation in American Black Bears *(Ursus americanus* PALLAS) and Brown and Grizzly Bears *(Ursus arctos* LINNÉ) of North America.**

STONOROV, D., and STOKES, ALLEN W.: **Social Behavior of the Alaska Brown Bear.**

In der Zeit von 45 Tagen im Juni bis August kamen bis zu 31 Braunbären zum Wasserfall des Mc-Neil-Flusses, um Lachse zu fangen; Beschreibung ihres Ausdrucksverhaltens, der sozialen Beziehungen, der Rangordnung, der Aggressivität.

Ferner 6 weitere Arbeiten, die sich mit dem Management von Baribal- und Grizzlybären bzw. dem Yesso-Braunbären in Japan beschäftigen und z. B. berichten über menschliche Unfälle mit ihnen, Beziehung zu Touristen usw.

Abgeschlossen durch eine Übersicht:

MCTAGGART COWAN, I.: **The Status and Conservation of Bears (Ursidae) of The World-1970.**

Dieses Buch ist zu bekommen bei: The Director General IUCN, 1110 Morges, Schweiz. Preis pro Stück 34,50 SF (US $ 9,00 oder £ 3,45). Zustellung durch Post gebührenfrei.

L. DITTRICH, Hannover

MAMMALIA DEPICTA

Beihefte zur „Zeitschrift für Säugetierkunde"

Soeben erscheint als Heft 9:

Zur Biologie des Damwildes

Von Dr. Günther Heidemann

Institut für Haustierkunde der Christian-Albrechts-Universität, Kiel

1973. 84 Seiten mit 26 Abbildungen und 3 Tabellen. Kartoniert 36,— DM*

Welche Anforderungen stellt das Damwild an seine Umwelt? Als Antwort auf diese Frage wird auf der Grundlage von Freilandbeobachtungen in Schleswig-Holstein die Bedeutung der umweltabhängigen Einflüsse von Klima, Deckungs- und Nahrungsangebot untersucht, wobei speziell auch die Rückwirkungen von zyklisch bedingten Veränderungen der Tiere auf die Sozialstruktur, die Biotopwahl und die Wohngebietsgrößen beurteilt werden.
Obwohl Damwild in großer Zahl als Jagd- und Parktier in Mitteleuropa, aber auch im außereuropäischen Raum eingebürgert lebt und in manchen Gebieten sogar schon seit Jahrhunderten heimisch ist, fehlten bisher systematische Studien zur Klärung seiner Lebensweise, wie sie mit dieser Arbeit vorgelegt werden.
Die Eigentümlichkeiten des Körperbaus, der Orientierung und des Feindverhaltens lassen erkennen, daß es sich beim Damwild um eine nur wenig spezialisierte Art handelt, deren Lebensraum sowohl durch dichte Vegetationszonen als auch durch freie Flächen charakterisiert ist. Erhebungen über die Wahl der Standorte stützen diese Befunde, zeigen aber auch deutliche Unterschiede im Anspruch der beiden Geschlechter an die Umwelt. Dem im Verlauf des Jahres sich verändernden Verteilungsmuster des Wildes im Lebensraum entsprechen bedeutende Größenunterschiede der jeweils besiedelten Wohnräume. Auch die Sozialstruktur des zumeist in Gruppen lebenden Damwildes zeigt in vielfältiger Weise Anpassungen an die jahreszeitlich bedingten Veränderungen in der Natur des Lebensraumes wie an die arteigenen zyklischen Vorgänge bei Brunft, Geweihabwurf oder Setzen der Jungtiere.
Eine deutsche, englische und französische Zusammenfassung beschließt die Veröffentlichung, die sich vor allem an Zoologen, insbesondere Ökologen und Ethologen, aber auch an Forstwirte, Jagdwissenschaftler und Jäger sowie an die Vertreter des Natur- und Landschaftsschutzes wendet.

Als weitere Beihefte sind erschienen:

1. **Der Alpensteinbock in seinem Lebensraum** (*Capra ibex* L.). Ein ökologischer Vergleich. Von Dr. B. Nievergelt, Zürich. 1968. 85 S., 40 Abb., 13 Tab. Kt. 20,— DM* · 2. **Der Blaubock** (*Hippotragus leucophaeus*, Pallas 1766). Eine Dokumentation. Von Dr. Erna Mohr, Hamburg. 1967. 81 S., 53 Abb., 5 Tab. Kt. 32,— DM* · 3. **Succession of Rodent Faunas During the Upper Pleistocene of Israel.** Morphologie, Taxonomie und Systematik der Nagetierfauna in Israel während des Jüngeren Pleistozäns. Von Dr. E. Tchernov, Jerusalem. 1968. 152 S., 130 Abb. und Diagramme, 40 Tab. Text in Engl. Kt. 52,— DM*. 4. **Das Sozialverhalten des Rehes** (*Capreolus capreolus* L.). Eine Feldstudie. Von Dr. F. Kurt, Zürich. 2., neubearb. Aufl. in Vorbereitung · 5. **Ecology and Behaviour of the Black Rhinoceros** (*Diceros bicornis* L.). A Field Study. Von Prof. Dr. R. Schenkel und Dr. Lotte Schenkel-Hulliger, beide Basel. 1969. 101 S., 26 Abb., 7 Tab. Text in Engl. Kt. 28,— DM* · 6. **The Biology and Behaviour of the Reedbuck in the Kruger National Park** (*Redunca arundinum*, Boddaert 1785). Von Dr. H. Jungius, Kiel. 1971. 106 S., 32 Abb., 20 Tab. Text in Engl. Kt. 34,— DM* · 7. **The Population Dynamics of the Waterbuck in the Sabi-Sand Wildtuin** (*Kobus ellipsiprymnus*, Ogilby 1833). Von H. J. Herbert, Dett/Rhodesien. 1972. 68 S., 36 Abb., 15 Tab. Text in Engl. Kt. 34,— DM* · 8. **Lebensweise und Bedeutung des Luchses in der Kulturlandschaft**, dargestellt an Hand der Ausrottungsgeschichte in der Schweiz. Von Dr. K. Eiberle, Zürich. 1972. 65 S., 11 Abb., 4 Tab. Kt. 28,— DM*

* Mitglieder der „Deutschen Gesellschaft für Säugetierkunde" erhalten auf die Preise einen Nachlaß von 20 %.

VERLAG PAUL PAREY · HAMBURG UND BERLIN

C 22209 F

ZEITSCHRIFT FÜR SÄUGETIERKUNDE

ORGAN DER DEUTSCHEN GESELLSCHAFT FÜR SÄUGETIERKUNDE

38. BAND · HEFT 3

Juni 1973



VERLAG PAUL PAREY · HAMBURG UND BERLIN

Inhalt

This journal is covered by Biosciences Information Service of Biological Abstracts, by Current Contents (Series Agriculture, Biology and Environmental Sciences) of Institute for Scientific Information.

Dieses Heft enthält eine Beilage des Verlages Paul Parey

Die „Zeitschrift für Säugetierkunde" veröffentlicht Originalarbeiten aus dem Gesamtgebiet der Säugetierkunde, ferner Einzel- und Sammelreferate, Besprechungen der wichtigsten internationalen Literatur, kleine Mitteilungen und die Bekanntmachungen der „Deutschen Gesellschaft für Säugetierkunde", deren alleiniges Organ sie gleichzeitig ist. Die Veröffentlichungen erfolgen in deutscher, englischer oder französischer Originalfassung mit Zusammenfassung in mindestens zwei Sprachen.

Herausgeberschaft und Schriftleitung: Manuskriptsendungen sind zu richten an die Schriftleitung, z. Hd. Herrn Prof. Dr. Manfred Röhrs, Institut für Zoologie der Tierärztlichen Hochschule, 3000 Hannover, Bischofsholer Damm 15. Korrekturfahnen bitten wir z. Hd. Herrn Prof. Dr. Harald Schliemann, Zoologisches Institut und Zoologisches Museum der Universität, 2000 Hamburg 13, Papendamm 3, zurückzusenden.

Manuskripte: Es wird gebeten, die Manuskripte möglichst mit Schreibmaschine und nur einseitig zu beschreiben. Photographische Abbildungsvorlagen müssen so beschaffen sein, daß sie eine kontrastreiche Wiedergabe ermöglichen. Von der Beigabe umfangreicher Tabellen soll abgesehen werden. Alle dem Manuskript beiliegenden Unterlagen, wie Photographien, Zeichnungen, Tabellen sollen auf der Rückseite mit dem Namen des Verfassers und dem Titel des Beitrages versehen sein. Bei Abbildungen aus bereits erfolgten Veröffentlichungen ist eine genaue Quellenangabe erforderlich. Jeder Originalarbeit ist eine Zusammenfassung der wichtigsten Ergebnisse von wenigen Zeilen in deutscher und englischer Sprache sowie eine englische Übersetzung des Titels anzufügen. Mit der Annahme des Manuskriptes erwirbt der Verlag das ausschließliche Verlagsrecht, und zwar auch für etwaige spätere Vervielfältigungen durch Nachdruck oder durch andere Verfahren wie Photokopie, Mikrokopie, Xerographie, Speicherung in Datenverarbeitungsanlagen u. a. Der Verlag ist berechtigt, das Vervielfältigungsrecht an Dritte zu vergeben und die Lizenzgebühren im Namen des Verfassers geltend zu machen und nach Maßgabe des zwischen der Inkassostelle für urheberrechtliche Vervielfältigungsgebühren und dem Bundesverband der Deutschen Industrie abgeschlossenen Gesamtvertrages vom 15. 7. 1970 zu behandeln.

Sonderdrucke: An Stelle einer Unkostenvergütung erhalten die Verfasser von Originalbeiträgen und Sammelreferaten 50 unberechnete Sonderdrucke. Mehrbedarf steht gegen Berechnung zur Verfügung, jedoch muß die Bestellung spätestens mit der Rücksendung der Korrekturfahnen erfolgen.

Erscheinungsweise und Bezugspreis: Die Zeitschrift erscheint alle 2 Monate; 6 Hefte bilden einen Band; jedes Heft umfaßt 4 Druckbogen. Der Abonnementspreis beträgt je Band 115,— DM zuzügl. amtl. Postgebühren. Das Abonnement verpflichtet zur Abnahme eines ganzen Bandes. Es verlängert sich stillschweigend, wenn nicht unmittelbar nach Erhalt des letzten Heftes eines Bandes Abbestellung erfolgt. Einzelbezugspreis der Hefte: 21,— DM. Die Preise verstehen sich im Inland einschließlich Mehrwertsteuer. Die Zeitschrift kann bei jeder Buchhandlung oder beim Verlag Paul Parey, Hamburg 1, Spitalerstraße 12, bestellt werden.
Die Mitglieder der „Deutschen Gesellschaft für Säugetierkunde" erhalten die Zeitschrift unberechnet im Rahmen des Mitgliedsbeitrages.

Z. Säugetierkunde 38 (1973), H. 3, S. 129—188
ASTM-Coden: ZSAEA7 38 (3) 129—188 (1973)

Merkmalsdifferenzen tropischer Fledermäuse[1,2]

Von Dieter Kock

Forschungsinstitut Senckenberg, Frankfurt am Main

Eingang des Ms. 7. 11. 1972

Einführung

Unter den kongenerischen afrikanischen Chiropteren findet man kein Beispiel dafür, daß eine Art sich in ihrer Nahrungswahl stark von anderen Arten unterscheidet. So sind z. B. alle Arten der Gattungen *Hipposideros, Rhinolophus, Nycteris, Pipistrellus* und alle Molossiden insektivor, ohne scheinbar bestimmte Insekten selektiv und spezifisch zu bevorzugen. Von den frugivoren Megachiroptera sind eine größere Zahl auch Blütenbesucher (vgl. Kock 1969, 1972), aber wir kennen keine afrikanischen Arten innerhalb derselben Gattung, von denen einige reine Fruchtfresser sind und andere reine Blütenbesucher. Ebenso sind unter den Microchiropteren keine Arten innerhalb derselben Gattung bekannt, die entweder nur ruhende oder nur fliegende Beute fangen. Eine derartig starke ökologische Differenzierung wird offenbar erst zwischen verwandten Gattungen erreicht. Es ist daher anzunehmen, daß bestimmte Phänomene zu beobachten sind, die die Konkurrenz sympatrischer, kongenerischer Fledermausarten mildern oder ausschließen. Solche Differenzierungen erkannte bereits Eisentraut (1950), der die Spezialisierung auf eine bestimmte Nahrung in entsprechenden morphologischen Unterschieden sucht, wie verschiedene Körpergröße, verschieden weite Mundspalte und durch die verschiedene Stärke des Gebisses der Fledermäuse, welche ein Aussortieren der Nahrungspartikel nach ihrer Größe und Härte ermöglicht. So wurden als Nahrung von *Rhinolophus ferrumequinum* größere Lepidoptera und Coleoptera sowie kleinere Insekten mit weicher Körperbedeckung festgestellt, für *Rh. hipposideros* hingegen kleinere Lepidopteren und Dipteren; für *Rh. affinis* Käfer mit harten Elytren und für *Rh. macrotus* Käfer und Dipteren.

Die Frage der Konkurrenz soll im folgenden in ihrem Bezug auf die Nahrung beschränkt bleiben. — Daß das Insektenangebot in seinem Artenspektrum auch in den Tropen jahreszeitlich verschieden sein kann und somit Unterschiede in der tatsächlich aufgenommenen Nahrung der Fledermäuse bedingt (vgl. Eisentraut 1950; Ross 1967), ist eine andere ökologische Frage und soll hier nicht untersucht werden.

Wenn metrische Merkmale analysiert werden können, haben wir einen Einblick in den Komplex der ökologischen Konkurrenz durch die Erscheinung, die Brown und Wilson (1956) mit Merkmalsverschiebung oder Merkmalsdivergenz bezeichnen: sind zwei teilweise allopatrische, kongenerische Arten mit ähnlichen Anforderungen an ihre ökologische Nische in einem Teil ihrer Verbreitungsgebiete sympatrisch, so sind Unterschiede zwischen diesen Arten dann akzentuierter. Es ist sicher, daß die spezifische Ernährung ihre Entsprechung in der Struktur des trophischen Apparates hat (Storch 1968). Da dabei die Frage der Allopatrie oder Sympatrie unerheblich ist, sondern die lokal nachgewiesenen kongenerischen Arten verglichen werden (die von Ort zu Ort verschieden kombiniert sein können), soll nicht der Begriff Merkmalsver-

[1] Herrn Prof. Dr. Dr. h. c. W. E. Ankel zum 75. Geburtstag gewidmet.

[2] In anderer Form als Vortrag gehalten auf der 44. Tagung der Deutschen Gesellschaft für Säugetierkunde in München am 5. 9. 1970.

Z. Säugetierkunde 38 (1973) 129—143

ASTM-Coden: ZSAEA 7

schiebung oder Merkmalsdivergenz, sondern der etwas weiter gefaßte Begriff Merkmalsdifferenz verwendet werden (vgl. SCHOENER 1965).

Mit den von mir genommenen Messungen an Sammlungsmaterial ist es bisher nicht möglich, außer dem trophischen Apparat und Flügel auch andere Organe und Leistungen der Fledermäuse zu diskutieren, in denen ebenfalls Merkmalsdifferenzen zu erwarten sind und die zum komplexen Bild der ökologischen Konkurrenz gehören.

Die Nahrung wird nicht allein nach dem Kriterium ihrer Größe ausgewählt (Beispiele bei CONSTANTINE 1970), sondern auch nach ihrem Geruch und Geschmack (EISENTRAUT 1950; KOLB 1961; ROSS 1967). Eine engere Korrelation zwischen Wellenlänge des verwendeten Ultraschalls und dem trophischen Apparat darf wohl angenommen werden, nachdem GOULD (1955) feststellte, daß die Größe der erbeuteten Insekten einer Wellenlänge des ausgesendeten Ultraschalls der jagenden Fledermaus-Art gleicht oder größer ist. Der trophische Apparat wird zweifellos auf diese Minimalgröße der Nahrungspartikel abgestimmt sein. ROSS (1967) konnte feststellen, daß im allgemeinen kleinere Fledermaus-Arten kleinere Beute aufnehmen; BAKER und BAKER (1936) sowie PIJL (1957) beobachteten, daß große Flughund-Arten größere Früchte fressen als kleine Flughund-Arten.

Theoretische Grundlagen

Bei einigen sympatrischen, kongenerischen Kleinsäugern und Vögeln fand HUTCHINSON (1959) als Größenunterschied der kleineren zur jeweils größeren Art im Mittel die Proportion 1:1.28 (mit einer Streuung von 1.2—1.4) als Indikator für die Größenordnung der Differenz, damit sie als zwei nahverwandte Arten koexistieren können. Dies ist aber keinesfalls als ein Maß der Spezialisation anzusehen, sondern es zeigt nur, wie ähnlich koexistierende Arten sich sind (KLOPFER und MACARTHUR 1961). Je mehr dieses Verhältnis sich dem Wert 1 nähert, um so geringer sind die Unterschiede in der Nahrungsaufnahme und den Nahrungspartikeln der betreffenden Arten, und um so größer sollte die Konkurrenz sein.

Wenn nun die Dimension des trophischen Apparates als korreliert mit der Dimension der Nahrungspartikel angenommen wird, sollten Größenunterschiede des trophischen Apparates in signifikanter Weise auch Unterschiede in der Natur der Nahrung reflektieren. Dies ist für einige Vogelarten mittels der Merkmalsdifferenzen der Schnabellänge belegt worden (HUTCHINSON 1965; SCHOENER 1965; ASHMOLE 1968). — An der afrikanischen Fledermaus *Nycticeius schlieffeni* habe ich beobachtet (KOCK 1969), daß Käfer von einer gewissen Größe an aufwärts nicht mehr gefressen werden können, die aber z. B. von der größeren *Scotophilus nigrita* noch leicht zerbissen werden. GOULD (1955) gibt eine Zusammenfassung der bekannten Beute von Fledermäusen, aus der einige Unterschiede in der Partikelgröße der Nahrung kongenerischer Arten ersichtlich sind.

Die beiden extremen Möglichkeiten für koexistierende Arten haben MACARTHUR und MACARTHUR (1961) erklärt: von zwei Tierarten kann jede ein verschiedenes Habitat besiedeln und dort ein breites Nahrungsspektrum nutzen, oder beide Arten leben in einem gemeinsamen Habitat und jede hat ein verschiedenes Nahrungsspektrum. Im ersten Falle sind nur geringe, im letzteren aber größere strukturelle Differenzen zwischen beiden Arten zu erwarten.

Artenmannigfaltigkeit in den Tropen

Die Zunahme der Artenzahl von den gemäßigten Breiten zu den Tropen innerhalb vieler Ordnungen oder Familien ist eine bekannte Tatsache; es sei unter den Säuge-

Tabelle 1

Zunahme der Artenzahl afrikanischer Chiropteren von den gemäßigten Breiten zu den Tropen

Gebiet	Arten-zahl	mögliche Zunahme um	Autoren
nördlich gemäßigt			
Marokko	24	+ ?	Panouse 1951, 1953, 1955; Hill 1964
Tunesien	14	+ 2—3	Aellen et Strinati 1969
Ägypten	20	+ 1—2	Hoogstraal 1962
nördlich arid			
Rio de Oro	0	+ 5—6	—
Libyen	7	+ 2—3	Toschi 1954; Setzer 1957; Kock 1969
Tropen			
Zentral-Sudan	39	+ 3—5	Kock 1969
Süd-Sudan	42	+ 4—6	Kock 1969
Sudan	59	+ 4—6	Kock 1969
Liberia	33	+10—15	Kuhn 1965; Peterson 1971
Kamerun-Berge	42	+ ?	Eisentraut 1963; Hill 1968
Fernando Po	20		Eisentraut 1964
Zaire	107		Hayman et al. 1966
Kenya	69	+ 2—5	Hayman 1967
Tanzania	53	+ 2—5	Hayman 1967
Zambia	55	+ 8—10	Ansell 1960; Koopman 1965; Kock 1967
Süd-Afrika	41		Roberts 1951; Ellerman et al. 1953; Hayman 1967
südlich arid			
Botswana	30		Smithers 1968
Nord-Botswana	28		Smithers 1968
Süd-Botswana	11		Smithers 1968
südlich gemäßigt			
Kap-Provinz	25		Roberts 1951; Ellerman et al. 1953; Hayman 1967

tieren nur an die Soriciden, Primaten oder Boviden erinnert und gilt auch für die Chiropteren, für die hier eine Aufstellung nach neueren Arbeiten die Artenzunahme für einige afrikanische Gebiete belegt (Tab. 1). Weitere Angaben für die Tropen hat McNab (1971) zusammengestellt.

Der von Hutchinson (1959) konstatierte Grad der Merkmalsdifferenz sympatrischer und kongenerischer Arten ist in den Tropen bedeutend geringer. Klopfer und MacArthur (1961) fanden an vier Artengruppen den mittleren Wert 1.04 mit einer Streuung von 1.00—1.11. Dieser an Schnabellängen verschiedener Vogelarten ermittelte Befund führte zu dem Schluß: da in den Tropen entgegen der allgemeinen Ansicht nicht die Anzahl der ökologischen Nischen vermehrt sei (MacArthur und MacArthur 1961), müssen die dort zahlreicheren Tierarten eine stärkere Überlappung mit den Ansprüchen der Konkurrenz-Arten tolerieren können, oder der exklusive Teil der Nische ist reduziert; die betreffenden Arten sind also in ihren Ansprüchen weniger ausschließlich. Dies kann nur bei klimatischer Stabilität erreicht werden, die einen hohen Grad von Stabilität im Nahrungsangebot sichert. MacArthur (1965) gibt eine sehr ähnliche Erklärung für diese Erscheinung: Arten mit einer geringeren Merkmalsdifferenz als etwa 1.3 müssen verschiedene Nischen besetzt halten. Außer-

dem sollte die Merkmalsdifferenz allgemein geringer sein, wenn die Produktivität des Habitats hoch ist und die Jahreszeiten relativ einheitlich sind; die Artenzahl kann in einem Habitat dann zunehmen, wenn die Auswahl der Nischen feiner ist, was der bereits angeführten Nischen-Reduktion entspricht.

Von SIMPSON (1964) wurden diese Erklärungen als unzureichend abgelehnt, aber durch SCHOENERS (1965) Korrelation der Merkmalsdifferenz mit der Partikelgröße und der Häufigkeit der Nahrung wurden die Erklärungsmöglichkeiten um einen Schritt weiter fortgeführt.

Unter den dargelegten Gesichtspunkten hat TAMSITT (1967) erstmals eine Fledermausfauna betrachtet. Er verglich sechs kolumbianische Artenpaare und bestätigte, daß multiple Nischenbesetzung oder Nischen-Reduktion für koexistierende Arten unter den klimatisch stabilen Bedingungen der Tropen auch für Chiropteren anzunehmen ist. In fünf Fällen war bei phänotypisch ähnlichen Fledermäusen die Merkmalsdifferenz des trophischen Apparates auf 1.06—1.16 reduziert. Für artenärmere Fledermausfaunen tropischer Inseln bestätigte MCNAB (1971) ökologische Nischentrennung durch Merkmalsdifferenzen in Gewichtsklassen und Körperlänge.

Ergebnisse

Eine Untersuchung meines sudanesischen Fledermausmaterials (KOCK 1969) zeigt, daß eine Reihe von Artenpaaren im trophischen Apparat Merkmalsdifferenzen unter 1.16 besitzen (Tab. 2), die bereits den Tropen entsprechen, obwohl die Aufsammlung nicht aus Gebieten mit relativer klimatischer Stabilität stammt (z. B. *Taphozous mauritianus : perforatus; Nycteris macrotis : thebaica : hispida; Tadarida condylura : demonstrator : major; Pipistrellus rusticus : nanus*). Verwendet wurden dabei die Längen von oberer und unterer Zahnreihe sowie des Unterkiefers (Tab. 2), ohne jedoch die unterschiedliche Zahnstruktur innerhalb der Zahnreihen zu berücksichtigen, wodurch zweifellos weitere Differenzen gefunden werden können, die ebenfalls als Merkmalsdifferenzen zu bewerten sind.

Meine ursprüngliche Absicht, diese Befunde in größerem Umfang an afrikanische Chiropteren zu prüfen, scheiterte an der Tatsache, daß trotz einer größeren Zahl von Fledermaus-Bearbeitungen nur selten ausführliche Messungen von Serien publiziert wurden; so gibt es trotz des Auftretens konkurrierender Arten nur wenige „sympatrische" Meßwerte. Ein weiteres Hindernis liegt darin, daß noch kaum etwas über die Lebens- und Jagdweisen afrikanischer Chiropteren bekannt ist, doch läßt sich durch geographisch verschiedene Häufigkeit und durch das Bild der geographischen Verbreitung in einigen Fällen ein Rückschluß auf gewisse Unterschiede im bevorzugten Lebensraum ziehen.

SCHOENER (1965) hatte bei seinen umfangreichen Untersuchungen von Vogelfaunen in den Tropen ebenfalls größere Werte der Merkmalsdifferenzen finden können, wie auch kleinere Differenzwerte außerhalb der Tropen, d. h. die Merkmalsdifferenzen müssen von anderen Faktoren abhängig sein. Neuerdings kommt KRZANOWSKI (1971) zu dem Ergebnis, daß für Chiropteren in gemäßigten Breiten (Europa) die aus Zahndimensionen errechneten Merkmalsdifferenzen für Erklärungen der Artenmannigfaltigkeit unzulänglich sind, da zu viele weitere Faktoren dabei unberücksichtigt bleiben. — Hier soll nun der Versuch dargestellt werden, weitere bisher ungenügend berücksichtigte Faktoren einzubeziehen.

A. Habitat und Nahrungsangebot

Nach SCHOENERS (1965) Befunden treten größere Merkmalsdifferenzen (über 1.14) besonders auf faunenärmeren und kleineren Inseln auf. Zwei Fledermaus-Artenpaare bestätigen das im trophischen Apparat für Fernando Po (Tab. 2), *Rhinolophus*

Tabelle 2

Merkmalsdifferenzen kongenerischer Chiroptera

Taxonomische Veränderungen gegenüber den zitierten Autoren wurden nach KOOPMAN (1965), HAYMAN (1967) und KOCK (1969) vorgenommen

Artengruppen	Gebiet	n	UA	R	n	ObZ	R	n	UnZ	R	n	Ukf	R	Autor
Megachiroptera, Pteropidae:														
Rousettus														
R. aegyptiacus	Guinea	2	92.3		2	16.5		2	18.5		2	34.9		EISENTRAUT
R. angolensis		6	67.0	1.38	6	13.9	1.19	6	15.5	1.19	—	—		1959a, 1965
R. aegyptiacus	Kamerun-Berg	31	94.7		29	17.0		28	18.7		29	35.0		EISENTRAUT
R. angolensis		20	77.5	1.22	20	16.1	1.06	20	17.9	1.05	20	32.2	1.07	1959a, 1964, 1965
R. aegyptiacus	Fernando Po	11	94.0		11	17.0		11	18.9		11	34.6		EISENTRAUT 1964
R. angolensis		37	73.2	1.28	37	15.6	1.09	37	17.3	1.09	37	30.9	1.12	
Scotonycteris														
S. ophiodon	Liberia	1	73.8		1	11.9		1	—		1	29.5		NOVICK 1958;
S. zenkeri		1	52.0	1.42	1	8.3	1.43	1	10.5	—	1	19.6	1.51	KUHN 1961
S. ophiodon	Oda, Ghana	1	76.0		1	12.0			—		1	26.5		EISENTRAUT 1959b
S. zenkeri		1	52.0	1.46	1	7.9	1.52		—			—		
S. ophiodon	Kamerun	2	76.2		2	13.5		2	15.0		2	29.7		EISENTRAUT 1963
S. zenkeri		3	47.7	1.60	3	8.3	1.63	3	9.3	1.61	3	19.6	1.52	
Microchiroptera, Rhinopomidae:														
Rhinopoma														
R. microphyllum	Unter-Ägypten	16	67.0		16	7.3		15	8.2		15	14.8		KOCK 1969
R. hardwickei		15	56.0	1.20	8	6.0	1.22	9	6.7	1.22	9	12.2	1.21	

n = Anzahl der verwendeten Einzelmaße; UA = Unterarm-Länge; ObZ = maxillare Zahnreihen-Länge; UnZ = mandibulare Zahnreihen-Länge; Ukf = Mandibel-Länge; R = Merkmalsdifferenz.

Tabelle 2 (Fortsetzung)

Artengruppen	Gebiet	n	UA	R	n	ObZ	R	n	UnZ	R	n	Ukf	R	Autor
R. microphyllum	Nuba Mts.	6	72.5		6	7.4		6	8.3		6	15.4		Kock 1969
R. hardwickei		19	57.7	1.26	19	6.0	1.23	19	7.0	1.19	19	12.5	1.23	
Emballonuridae:														
Taphozous														
T. nudiventris		21	73.1		21	10.6		21	12.6		21	21.0		Kock 1969
T. mauritianus	Sudan	4	61.0	1.20	4	8.5	1.25	4	10.3	1.22	4	17.1	1.23	
T. perforatus		13	61.5	0.99	13	8.3	1.02	13	9.6	1.07	13	15.8	1.08	
Nycteridae:														
Nycteris														
N. macrotis		—	46—49	—	1	7.8		1	9.0		1	14.3		Monard 1939
N. thebaica	Port. Guinea	—	40—43	1.15	1	5.9	1.32		—	—	1	11.0	1.30	
N. hispida		—	39—42	1.02	1	5.5	1.07	1	6.5	—	1	10.2	1.08	
N. macrotis	Guinea	2	48.2		2	7.5		2	7.8		2	13.8		Eisentraut
N. thebaica		6	41.1	1.17	6	6.1	1.23	6	6.5	1.20	6	11.7	1.18	u. Knorr 1957
N. grandis	Mt. Nimba	1	56.0		1	9.4		1	10.3		1	17.6		Aellen 1963
N. hispida		2	38.8	1.44	2	5.8	1.62	2	6.2	1.66	1	11.1	1.59	
N. grandis		1	58.5		1	9.6		1	11.3		1	18.6		Kuhn 1962
N. macrotis	Liberia	7	48.7	1.20	5	7.6	1.26	5	8.8	1.28	5	14.3	1.30	
N. intermedia		1	37.5	1.30	1	6.2	1.23	1	7.1	1.24	1	12.0	1.19	
N. hispida		1	41.0	0.91	1	5.9	1.05	1	6.9	1.03	1	11.3	1.06	
N. grandis		1	63.6		—	—		—	—		—	—		Eisentraut 1963
N. major		3	47.4	1.34	2	7.5	—	2	8.5	—	2	14.3	—	
N. arge	Kamerun-Berg	4	44.3	1.07	3	6.9	1.09	3	8.0	1.06	3	13.8	1.03	
N. intermedia		4	37.7	1.18	3	6.9	1.00	3	7.3	1.08	3	12.8	1.08	
N. hispida		3	40.5	0.93	3	5.9	1.17	2	6.7	1.08	3	11.4	1.12	

n = Anzahl der verwendeten Einzelmaße; UA = Unterarm-Länge; ObZ = maxillare Zahnreihen-Länge; UnZ = mandibulare Zahnreihen-Länge; Ukf = Mandibel-Länge; R = Merkmalsdifferenz.

Tabelle 2 (Fortsetzung)

Artengruppen	Gebiet	n	UA	R	n	ObZ	R	n	UnZ	R	n	Ukf	R	Autor
N. macrotis		1	44.8		1	6.8		1	7.7		1	13.0		Kock 1969
N. thebaica	Nuba-Berge	1	43.7	1.03	1	6.1	1.11	1	6.6	1.17	1	11.9	1.09	
N. hispida		25	39.7	1.10	18	5.4	1.13	18	6.2	1.06	18	11.1	1.07	
N. macrotis		25	48.7		25	7.4		25	7.9			—		Kulzer 1962
N. hispida	NE-Tanzania	4	41.3	1.18	4	6.3	1.14	4	6.7	1.18		—		
N. thebaica		1	41.0	1.01	—	—	—	—	—	—		—		
Rhinolophidae:														
Rhinolophus														
R. maclaudi		6	65.1		6	10.5		6	11.2		6	19.8		Aellen 1956
R. fumigatus	Guinea	1	52.5	1.24	1	8.5	1.24	1	9.8	1.14	1	16.7	1.19	Eisentraut
R. landeri		9	44.6	1.18	9	7.5	1.13	9	8.1	1.21	9	13.3	1.26	u. Knorr 1957
R. denti		5	39.1	1.14	5	5.9	1.27	5	6.1	1.33	5	10.6	1.25	Eisentraut 1960
R. alcyone		7	51.1		6	8.7		6	9.4		6	15.5		Eisentraut 1963
R. alticolus	Kamerun-Berg	31	45.5	1.12	22	6.7	1.30	22	6.9	1.36	22	12.0	1.29	
R. landeri		11	43.3	1.05	11	6.6	1.02	11	7.1	0.97	11	12.2	0.98	
R. alcyone	Fernando Po	6	52.5		6	8.9		6	9.8		6	15.8		Eisentraut 1964
R. landeri		2	42.5	1.24	2	6.6	1.35	2	7.5	1.32	2	11.6	1.36	
R. hildebrandti		2	62.7		2	9.8		2	10.2					Kulzer 1959
R. clivosus	ostafr. Küste	1	53.1	1.18	1	8.9	1.10	1	9.5	1.07		—		
R. fumigatus		1	51.7	1.03	1	7.5	1.19	1	8.2	1.16		—		
R. landeri		1	43.0	1.20	1	6.6	1.14	1	6.8	1.21		—		
Hipposideridae:														
Hipposideros														
H. caffer guineensis	Senegal	2	49.3		2	7.2			—			—		Aellen 1956b
H. c. thephrus		1	45.0	1.10	1	5.6	1.46		—			—		

n = Anzahl der verwendeten Einzelmaße; UA = Unterarm-Länge; ObZ = maxillare Zahnreihen-Länge; UnZ = mandibulare Zahnreihen-Länge; Ukf = Mandibel-Länge; R = Merkmalsdifferenz.

Tabelle 2 (Fortsetzung)

Artengruppen	Gebiet	n	UA	R	n	ObZ	R	n	UnZ	R	n	Ukf	R	Autor
H. commersoni	Port. Guinea	—	—		4	11.7		4	14.8		4	25.0		Veiga-Ferreira 1949
H. cyclops		1	70.0	—	1	9.9	1.18	—	—	—	1	19.3	1.30	
H. abae		1	63.7	1.10	—	—	—	1	9.7	—	1	15.7	1.23	
H. caffer		—	—	—	2	5.2	—	1	6.0	1.62	1	9.9	1.59	
H. abae	Guinea	3	62.5		3	9.3		3	10.1		3	17.1		Aellen 1956a, Eisentraut u. Knorr 1957
H. caffer		17	46.8	1.34	17	6.9	1.35	17	7.3	1.38	17	12.1	1.41	
H. jonesi		7	44.6	1.05	7	6.0	1.15	7	6.3	1.16	7	10.6	1.14	
H. caffer	Mt. Nimba	8	52.3		8	7.2		7	7.8		7	12.7		Aellen 1963
H. marisae		4	40.8	1.28	4	5.0	1.44	4	5.3	1.47	4	9.3	1.37	
H. cyclops	Liberia	1	—		1	10.4		1	12.4		1	19.2		Kuhn 1962
H. caffer		11	50.5	—	10	6.8	1.53	10	8.1	1.53	10	12.3	1.57	
H. camerunensis	Kamerun-Berg	17	75.2		9	10.9		9	12.2		9	20.6		Eisentraut 1963
H. cyclops		12	63.5	1.18	10	9.8	1.11	10	11.0	1.11	10	18.5	1.11	
H. caffer		22	50.0	1.27	21	7.0	1.40	21	7.4	1.49	21	12.3	1.50	
H. beatus		4	43.0	1.16	3	5.9	1.19	2	6.1	1.21	2	10.2	1.21	
H. caffer	Fernando Po	16	48.3		16	6.8		16	7.4		16	11.7		Eisentraut 1964
H. curtus		1	44.5	1.09	1	5.5	1.24	1	5.8	1.28	1	10.0	1.17	
H. commersoni	NE-Kongo	1	104.0		1	10.5		1	15.5		1	24.4		Allen, Lang u. Chapin 1917
H. cyclops		10	68.0	1.53	6	10.1	1.34	6	11.0	1.41	6	19.0	1.28	
H. abae		35	57.9	1.17	—	8.2	1.23	—	9.4	1.17	—	14.0	1.36	
H. caffer niapu		10	54.7	1.06	1	6.6	1.24	1	7.2	1.31	4	12.4	1.13	
H. c. centralis		6	49.3	1.11	5	6.1	1.08	6	7.0	1.03	6	11.4	1.09	
H. nanus		1	43.4	1.14	1	5.2	1.17	1	5.7	1.23	1	9.5	1.20	
H. ruber	Nuba-Berge	1	50.0		1	6.7		1	7.5		1	12.4		Kock 1969
H. caffer		17	45.4	1.10	17	5.3	1.26	17	6.4	1.17	17	10.6	1.17	

n = Anzahl der verwendeten Einzelmaße; UA = Unterarm-Länge; ObZ = maxillare Zahnreihen-Länge; UnZ = mandibulare Zahnreihen-Länge; Ukf = Mandibel-Länge; R = Merkmalsdifferenz.

Tabelle 2 (Fortsetzung)

Artengruppen	Gebiet	n	UA	R	n	ObZ	R	n	UnZ	R	n	Ukf	R	Autor
Molossidae:														
Tadarida														
T. (M.) condylura	Senegal	1	49.0		1	7.4			—			—		Aellen 1956b
T. (Ch.) pumila		5	36.3	1.35	2	5.8	1.28		—			—		
T. (M.) condylura	Port. Guinea		47—49.6		2	7.4		2	8.1		2	13.6		Veiga-Ferreira 1949
T. (Ch.) pumila			34—37.6	1.35	2	6.1	1.21	2	6.5	1.25	2	10.4	1.31	
T. (M.) condylura	Port. Guinea	—	—		3	8.6		3	9.0		3	14.1		Monard 1939
T. (Ch.) pumila		1	37.0	—	1	6.6	1.30	1	6.6	1.36	1	9.1	1.55	
T. (M.) condylura		5	47.6		5	7.6		5	8.6		5	14.6		Kock 1969
T. (M.) demonstrator	Zentral-Sudan u.	1	40.5	1.18	1	7.3	1.04	1	8.4	1.02	1	14.1	1.04	
T. (Ch.) major	Blauer Nil	13	42.0	0.96	13	7.0	1.04	13	7.6	1.11	13	12.8	1.10	
T. (Ch.) pumila		10	34.7	1.21	10	5.9	1.17	10	6.3	1.21	10	10.6	1.21	
T. (M.) midas		6	60.6		1	10.1		1	11.5		1	18.0		Allen, Lang u. Chapin 1917
T. (M.) congicus		15	55.8	1.09	2	8.8	1.15	1	9.7	1.19	1	15.8	1.14	
T. (M.) niangarae		1	52.0	1.07	1	8.2	1.06	1	9.4	1.03	1	16.0	0.99	
T. (M.) demonstrator	NE-Kongo	1	43.5	1.20	1	7.6	1.08	1	8.7	1.08	1	14.0	1.14	
T. (M.) leonis		17	38.0	1.14	3	6.9	1.10	3	7.7	1.13	3	12.7	1.10	
T. (M.) thersites		4	38.0	1.00	1	6.9	1.00	1	7.4	1.04	1	13.4	0.95	
T. (M.) nanula		6	28.0	1.36	1	6.1	1.13	1	6.8	1.09	1	11.2	1.20	
T. (Ch.) nigeriae		1	46.6		1	6.8			—			—		Allen, Lang u. Chapin 1917
T. (Ch.) major	NE-Kongo	23	42.0	1.11	1	6.7	1.01	1	7.6	—	1	12.3	—	
T. (Ch.) russata		24	44.6	0.94	1	6.4	1.05	1	7.0	1.09	1	12.2	1.01	
T. (M.) condylura	Kiboko,	2	46.4		2	7.7			—			—		Kulzer 1959
T. (Ch.) pumila	Kenya	12	38.4	1.21	12	6.7	1.18		—			—		
T. (M.) condylura	Lembeni,	1	46.5		1	7.3		1	8.2			—		Kulzer 1962
T. (Ch.) pumila	Tanzania	8	37.7	1.23	8	6.3	1.16	8	6.8	1.21		—		

n = Anzahl der verwendeten Einzelmaße; UA = Unterarm-Länge; ObZ = maxillare Zahnreihen-Länge; UnZ = mandibulare Zahnreihen-Länge; Ukf = Mandibel-Länge; R = Merkmalsdifferenz.

Tabelle 2 (Fortsetzung)

Artengruppen	Gebiet	n	UA	R	n	ObZ	R	n	UnZ	R	n	Ukf	R	Autor
Vespertilionidae:														
Eptesicus														
E. rendalli	Senegal	1	35.0		1	4.7		1	5.1		1	9.9		Aellen 1956b
E. guineensis		1	27.0	1.30	1	3.5	1.34	1	3.9	1.31	1	7.8	1.27	
Pipistrellus														
P. rusticus	Nuba-Berge	2	26.1		2	3.9		2	4.5		2	8.2		Kock 1969
P. nanus		3	27.0	0.97	3	3.6	1.08	3	3.9	1.15	3	7.3	1.12	
Scotophilus														
S. gigas	Nuba-Berge	3	84.3		3	10.7		3	11.9		3	22.3		Kock 1969
S. nigrita		40	49.6	1.70	29	6.4	1.67	30	7.4	1.61	30	13.6	1.64	

n = Anzahl der verwendeten Einzelmaße; UA = Unterarm-Länge; ObZ = maxillare Zahnreihen-Länge; UnZ = mandibulare Zahnreihen-Länge; Ukf = Mandibel-Länge; R = Merkmalsdifferenz.

alcyone : *landeri* (über 1.32) und *Hipposideros caffer* : *curtus* (über 1.24); entgegen steht dem jedoch ein weiterer Fall von der gleichen Insel, *Rousettus aegyptiacus* : *angolensis* (1.09), in dem aber die biologischen Daten eine Habitatdifferenz wahrscheinlich machen (Eisentraut 1963, 1964) und die beiden Arten durch unterschiedliche Knickung der Schädellängsachse völlig verschiedene Kauapparate besitzen (Storch mündl. Mitt.).

Weiterhin folgerte Schoener (1965), daß große Merkmalsdifferenzen im trophischen Apparat innerhalb solcher taxonomischer Gruppen zu finden sind, die anscheinend von relativ seltener Nahrung leben und sich das Nahrungsspektrum teilen, bzw. dann große Merkmalsdifferenzen aufweisen, wenn die Körperdimension relativ groß ist im Verhältnis zur Häufigkeit der Nahrung (vgl. auch Findley und Jones 1967).

Unter afrikanischen Chiropteren (Tab. 2) fanden sich größere Merkmalsdifferenzen (über 1.14) in Westafrika bei *Rousettus aegyptiacus* : *angolensis* (1.19) und in der Gattung *Scotonycteris* (1.43—1.63), sowie unter den Microchiropteren in Kordofan bei *Rhinopoma* (1.19—1.23), im Gebiet des Golfs von Guinea bei *Rhinolophus* (bis 1.36), in Westafrika und Kordofan bei *Hipposideros* (bis 1.46) und in Kordofan bei *Scotophilus* (1.67).

Schoeners Aussage kann für *Rhinopoma*, *Hipposideros* und *Scotophilus* akzeptiert werden, da die betreffenden Arten die größeren Merkmalsdifferenzen jeweils in den Grenzgebieten ihrer Gesamtverbreitung aufweisen, wo die Nahrung ein Minimalfaktor werden kann; *Scotophilus* besitzt zudem carnivore Tendenzen (Kock 1969).

Bei einer ganzen Anzahl weiterer Fälle größerer Merkmalsdifferenzen in den Gattungen

Hipposideros, Nycteris, Tadarida (Mops und *Chaerephon)* sowie *Eptesicus* liegt die Ursache dafür zweifellos darin begründet, daß noch nicht alle kongenerischen Arten dieser Gattungen in den betreffenden Lokalfaunen nachgewiesen wurden.

Umgekehrt gilt SCHOENERS Folgerung, daß nur kleine Merkmalsdifferenzen (unter 1.14) ausgebildet sind, wenn die Nahrung im Vergleich zur Körperdimension häufiger ist. Geringe Merkmalsdifferenzen zeigt *Pipistrellus* (Nuba-Berge) und in Teilen des Verbreitungsareals auch *Rousettus.* Jedoch sind viel wahrscheinlicher im ersten Fall verschiedene Habitatpräferenzen in der Vegetationsdichte, in letzterem außer in der Höhenlage vielmehr Konstruktionsunterschiede im gesamten Schädel die Ursache für eine relativ konkurrenzlose Sympatrie, wie es den von MACARTHUR und MACARTHUR (1961) gezeigten Möglichkeiten entspricht.

Mit zunehmender Größe der Nahrungspartikel nimmt ihre gesamte Biomasse langsam ab; es ist daher zu erwarten, daß die größer dimensionierten Arten einer räuberisch lebenden Gruppe, die diesen Teil des weniger häufigen Nahrungsspektrums nutzen, unter sich größere Merkmalsdifferenzen entwickeln, um in ihrem spezifischen Nahrungsspektrum relativ konkurrenzlos zu sein (SCHOENER 1965). Größere Differenzen (über 1.14–1.15) zwischen größeren Arten und kleine Differenzen (unter 1.14–1.15) zwischen kleineren Arten einer Gattung fanden sich erwartungsgemäß bei *Taphozous* (1 ×), *Nycteris* (3 ×), *Rhinolophus* (2 ×), *Hipposideros* (1 ×) und *Tadarida (Mops)* (1 ×).

Der umgekehrte Fall mit geringeren Merkmalsdifferenzen zwischen den größeren als den kleineren Arten (gefunden bei *Rhinolophus* an der ostafrikanischen Küste, *Hipposideros* am Kamerun-Berg und *Tadarida* am Blauen Nil), hat wiederum eindeutig seine Ursache in der unvollständigen Kenntnis der untersuchten lokalen Artenvergesellschaftungen. Dort sind weitere Arten der betreffenden Gattungen zu erwarten; um welche es sich handeln kann, läßt sich mitunter aus den Verbreitungsbildern der verwandten Arten schließen.

B. Flügelstruktur und Nahrungserwerb

Betrachtet man nun als weiteren Schritt die Konstanz der Merkmalsdifferenz im trophischen Apparat (die nur auf Grund der Zahnreihen-Längen ermittelt wurde) zusammen mit der wichtigen Struktur Flügel bei kongenerischen Arten (hier an der Unterarmlänge vorgenommen), zeigen sich Unterschiede, die nicht mit dem Nahrungsangebot erklärt werden müssen.

Vorausgesetzt ist dabei, daß abgesehen von Größenunterschieden der Flugfläche die aerodynamisch wichtige Flügelform und Schultergürtelstruktur wenigstens gattungstypisch ist. Gattungsverschiedenheiten im Jagdflug, die an den Flügeldimensionen auch taxonomisch faßbar sind, schildert EISENTRAUT (1936), ein Beispiel für intragenerische Unterschiede im Flugverhalten gibt STRUHSAKER (1961).

Es finden sich bei einigen der untersuchten Gruppen (Tab. 2) größere Merkmalsdifferenzen im trophischen Apparat kombiniert mit kleineren des Unterarms. Das ist der Fall bei *Taphozous mauritianus : perforatus* = 1.08 (troph. App.) vs. 0.99 (Flügel) im Sudan, *Nycteris intermedia : hispida* = 1.17 vs. 0.91 in Liberia und am Kamerun-Berg, *Nycteris macrotis : thebaica* = 1.32 vs. 1.15 in Guinea, *Rhinolophus landeri : denti* = 1.33 vs. 1.14 in Guinea, *Rh. alcyone : alticolus* = ~ 1.32 vs. 1.12 am Kamerun-Berg, *Hipposideros caffer guineensis* (= *ruber) : H.c. tephrus* = 1.46 vs. 1.10 im Senegal, *H. ruber : caffer* = 1.26 vs. 1.10 in Kordofan, *H. caffer : curtus* = ~ 1.23 vs. 1.09 auf Fernando Po.

Diese Differenzen lassen zwei Erklärungen zu: einmal wird mit ähnlicher Flugfähigkeit in stärker verschiedenem Habitat (Vegetationsdichte) gejagt (Unterarm-Differenzen 1.00 und kleiner), zum anderen im gleichen Habitat ein anderes grup-

penspezifisches Nahrungsspektrum genutzt, ohne daß eine Nischenreduktion erfolgt. *T. perforatus* und *N. hispida* mit relativ längeren Unterarmen sind stärker in offenen Gebieten verbreitet, *T. mauritianus* und *N. intermedia* mehr in vegetationsreicheren. Die Nahrungsproduktion eines Habitats darf nicht undifferenziert als angebotene Nahrungsmasse betrachtet werden, sondern diese muß auch in ihrem Verhalten berücksichtigt werden. Eine sehr schnell jagende Fledermaus wird nicht kriechende oder sitzende Insekten aufnehmen, eine langsam fliegende hingegen z. B. keine schnellen Sphingiden fangen. So finden sich bei den langsam fliegenden Gattungen *Nycteris, Rhinolophus* und *Hipposideros* mit weniger Differenzierungen des Flugvermögens vielmehr Größen-Aufteilungen eines gruppenspezifischen Nahrungsspektrums, was keine Habitatdifferenzen erfordert, d. h. geringe Differenzen im Flugapparat sind kombiniert mit größeren im trophischen.

Andererseits zeigen geringe Differenzen im trophischen Apparat und eine größere im Flügel die Gattung *Rousettus* und die Molossidae: *R. aegyptiacus : angolensis* = 1.05–1.19 (troph. App.) vs. 1.22–1.38 (Flügel), *Tadarida (Mops) condylura : demonstrator* = ~ 1.03 vs. 1.18, *T. (M.) niangarae : demonstrator* = ~ 1.10 vs. 1.20, *T. (M.) thersites : nanula* = ~ 1.14 vs. 1.36. Die stärkeren Merkmalsdifferenzen im Flugorgan lassen auf verschiedenartige Flugleistungen während des Jagdfluges schließen, wobei intensivere Nutzung eines kleineren Areals einer weniger intensiven Ausbeutung eines größeren Areals gegenüberstehen kann; so wird die Konkurrenz gemindert. *Rousettus aegyptiacus* ist weiter verbreitet und wird häufiger in offenen Habitats gefangen als *R. angolensis,* der auf bedeutend vegetationsreichere Gebiete beschränkt ist. Für die allgemein hochfliegenden Molossiden ist eine andere Erklärung zu suchen. Wenn auch durch stärkere Merkmalsdifferenzen im Flugorgan verschieden große Jagdareale vermutet werden können, so wird die mit höherer Geschwindigkeit fliegende Art ein anderes Nahrungsspektrum bejagen, welches die langsamer fliegende Art weniger gut erfaßt. Dabei sind die Unterschiede geringer in der Partikelgröße der Nahrung, sondern stärker in der Flugweise der Insekten.

C. Konsistenz der Nahrung

In einigen Fällen zeigen sich Merkmalsdifferenzen der oberen oder unteren Zahnreihe um 1.14 kombiniert mit geringeren oder größeren Merkmalsdifferenzen des Unterkiefers. Geringere Differenzen im Unterkiefer zeigen: *Nycteris macrotis : thebaica* = 1.17 (UnZ) vs. 1.09 (Ukf); *N. thebaica : hispida* = 1.13 (ObZ) vs. 1.07; *Rhinolophus alticolus : landeri* = 1.02 (ObZ) vs. 0.98; *Hipposideros abae : caffer* = 1.31 (UnZ) vs. 1.13 im Kongo.

Größere Differenzen im Unterkiefer zeigen: *Rhinolophus fumigatus : landeri* = 1.13 (ObZ) vs. 1.26 (Ukf); *Hipposideros commersoni : cyclops* = 1.18 (ObZ) vs. 1.30; *H. cyclops : abae* = 1.17 (UnZ) vs. 1.36; *Tadarida (Mops) thersites : nanula* = 1.09 (UnZ) vs. 1.20.

Storch (1968) schildert die unabhängig von der systematischen Stellung durch die gleiche Ernährungsweise bedingten Änderungen der relativen Kaumuskelgewichte; er faßt die Befunde über morphologische Veränderungen am Kieferapparat zusammen, die durch eine unterschiedliche Ernährung bei der gleichen Tierart und auch während der ontogenetischen Entwicklung einer Art bedingt sind.

Bei der in der Taxonomie verwendeten Unterkiefer-Länge haben wir durch Einschluß des Processus angularis einen groben Meßwert, um ernährungsbedingte morphologische Unterschiede zwischen nahverwandten Arten zu erkennen, da der Processus angularis erwiesenermaßen von ernährungsbedingten Abänderungen erfaßt wird. Da das Maß „Unterkiefer-Länge" weder Unterschiede in Form oder Stellung

des Processus angularis noch die Gestalt des Processus coronoideus berücksichtigen kann, darf es in dieser Betrachtung nur als eine grobe Richtschnur angesehen werden. Es kann aber angenommen werden, daß Längenunterschiede der Mandibeln bei relativ ähnlichen Zahnreihenlängen auch ernährungsbiologische Unterschiede belegen, da die Krafteinwirkung beim Kauakt jeweils verschieden sein muß.

Es war oben ausgeführt worden, daß bei Merkmalsdifferenzen um 1.14 verwandte Arten sich in ihren Ansprüchen überlappen oder ein verschiedenes Habitat besiedeln müssen. Unter Berücksichtigung weiterer Merkmalsdifferenzen in den Zahnreihen-Längen und den Mandibel-Längen erscheint es jedoch wahrscheinlicher, daß eine Nischenreduktion vorliegt, da in diesen Fällen bei Aufnahme vergleichbar großer Nahrungspartikel eine Fledermaus-Art die weicheren, die andere die härteren Beutestücke der gleichen Größenklasse besser zerbeißen kann. Es erfolgt also eine ökologische Trennung nach der physikalischen Konsistenz der Nahrung.

Zusammenfassung

Es wird festgestellt, daß kongenerische afrikanische Chiropteren den überwiegend aus der Vogelökologie entwickelten Modellvorstellungen über die Ermöglichung der Artenmannigfaltigkeit entsprechen. Geringe Merkmalsdifferenzen im trophischen Apparat sind aber außerhalb der Tropen öfters mit Habitatdifferenzen verbunden, innerhalb der Tropen mit ihrem stabilen Nahrungsangebot finden sich geringe Merkmalsdifferenzen häufiger verbunden mit einer Nischenreduktion durch spezialisiertere Nutzung der Nahrung. Wenn auch die Voraussetzungen für die Artenmannigfaltigkeit der Tropen nicht weiter analysiert werden können, so zeigen die Chiroptera jedoch weitere Merkmalsdifferenzen, die eine feinere Aufteilung des Nahrungsangebotes ermöglichen.

Außer der Partikelgröße der Nahrung ist dabei das Verhalten und die Beschaffenheit der Nahrung von Bedeutung, was sich in Merkmalsdifferenzen der Flügeldimension, des Unterkiefers und der Zahnreihen der Fledermaus-Arten ausdrückt.

Summary

Character differences in tropical bats

The findings of a study of congeneric African Chiroptera support the model-conceptions resulting mainly from bird ecology studies. Smaller character differences of the trophic apparatus outside of tropical areas are more often combined with habitat separation, within the tropics with a stable food production more often a niche reduction by specialized food selection is found. The causes of tropical species diversity could not be explained beyond what is known, but Chiroptera demonstrate additional character differences, which enable a finer food partitioning. Besides particle size of food, the behaviour and consistency of prey is of significance, expressed in character differences of wing dimension, mandible and tooth rows of bat species.

Literatur

Aellen, V. (1956a): Speologica africana. Chiroptères des grottes de Guinée. Bull. Inst. franç. Afr. Noire, (A) **18**, 884—894.

— (1956b): Le Parc National du Niokolo-Koba. Mém. Inst. franç. Afr. Noire, **48**, 23—34.

— (1963): La réserve naturelle intégrale du Mont Nimba. 29. Chiroptères. Mém. Inst. franç. Afr. Noire, **66**, 629—638.

Aellen, V.; Strinati, P. (1969): Liste des chiroptères de la Tunisie. Rev. suisse Zool., **76**, 421—431.

Allen, J. A.; Lang, H.; Chapin, J. P. (1917): The American Museum Congo Expedition collection of bats. Bull. Amer. Mus. nat. Hist., **37**, 405—563.

Ansell, W. F. H. (1960): Mammals of Northern Rhodesia. Lusaka: Govt. Printer.

Ashmole, N. P. (1968): Body size, prey size, and ecological segregation in five sympatric tropical terns (Aves: Laridae). Syst. Zool., **17**, 292—304.

Baker, J. R.; Baker, Z. (1936): The seasons in a tropical rain-forest (New Hebrides). 3. Fruit-bats (Pteropidae). J. Linn. Soc. (Zool.), **40**, 123—141.

Brown, W. L.; Wilson, E. O. (1956): Character displacement. Syst. Zool., **5**, 49—64.
Constantine, D. G. (1970): Bats in relation to the health, welfare, and economy of man. In: W. A. Wimsatt (ed.): Biology of bats, II. New York, London: Academic Press.
Eisentraut, M. (1936): Beitrag zur Mechanik des Fledermausfluges. Z. wiss. Zool., **148**, 159 bis 188.
— (1950): Die Ernährung der Fledermäuse (Microchiroptera). Zool. Jb. Syst. Ökol. Tiere, **79** (1—2), 114—177.
— (1959 a): Der Rassenkreis *Rousettus aegyptiacus* E. Geoffr. Bonn. zool. Beitr., **10**, 218 bis 235.
— (1959 b): Zur Kenntnis der westafrikanischen Flughundgattung *Scotonycteris.* Bonn. zool. Beitr., **10**, 298—309.
— (1960): Zwei neue Rhinolophiden aus Guinea. Stuttgart. Beitr. Naturkde., **39**, 1—7.
— (1963): Die Wirbeltiere des Kamerungebirges. Hamburg, Berlin: P. Parey.
— (1964): La faune de chiroptères de Fernando Po. Mammalia, **28**, 529—552.
— (1965): Der Rassenkreis *Rousettus angolensis* (Bocage). Bonn. zool. Beitr., **16**, 1—6.
Eisentraut, M.; Knorr, H. (1957): Les chauves-souris cavernicoles de la Guinée Française. Mammalia, **21**, 321—340.
Ellerman, J. R.; Morrison-Scott, T. C. S.; Hayman, R. W. (1953): Southern African mammals 1758 to 1951. London: Brit. Mus. (Nat. Hist.).
Findley, J. S.; Jones C. (1967): Taxonomic relationships of bats of the species *Myotis fortidens, M. lucifugus* and *M. occultus.* J. Mammal. **48**, 429—444.
Gould, E. C. (1955): The feeding efficiency of insectivorous bats. J. Mammal., **36**, 399—407.
Hayman, R. W. (1967): Preliminary identification manual for African mammals. 11. Chiroptera. Smiths. Inst., U. S. Natl. Mus. Washington.
Hayman, R. W.; Misonne, X.; Verheyen, W. (1966): The bats of the Congo and of Rwanda and Burundi. Ann. Mus. r. Afr. centr., Sci. zool., **154.**
Hill, J. E. (1964): Notes on a collection of bats from Figuig, Morocco. Mammalia, **28**, 83 to 87.
— (1968): Bats from the Cameroons, with the description of a new species of *Pipistrellus.* Bonn. zool. Beitr., **19**, 43—48.
Hoogstraal, H. (1962): A brief review of the contemporary land mammals of Egypt (including Sinai). 1. Insectivora and Chiroptera. J. egypt. publ. Hlth. Ass., **37**, 143—162.
Hutchinson, G. E. (1959): Homage to Santa Rosalia, or, why are there so many kinds of animals? Amer. Nat., **93**, 145—159.
— (1965): The ecological theater and the evolutionary play. New Haven, London.
Klopfer, P. H.; MacArthur, R. H. (1961): On the causes of tropical species diversity: niche overlap. Amer. Nat., **95**, 223—226.
Kock, D. (1967): Ein Nachweis von *Myotis welwitschi* und der Status von *Myotis venustus* (Mammalia, Chiroptera). Senck. biol., **48**, 319—325.
— (1969): Die Fledermaus-Fauna des Sudan. Abh. senckenberg. naturf. Ges., **521**, 1—238.
— (1972): Fruit-bats and bat-flowers. Bull. E. Afr. nat. Hist. Soc. **7**, 123—126.
Kolb, A. (1961): Sinnesleistungen einheimischer Fledermäuse bei der Nahrungsaufnahme und Nahrungsauswahl auf dem Boden und in der Luft. Z. vergl. Physiol., **44**, 550—564.
Koopman, K. F. (1965): Status of forms described or recorded by J. A. Allen. In: The American Museum Congo Expedition Collection of bats. Amer. Mus. Novit., **2219**, 1—34.
— (1966): Taxonomic and distributional notes on Southern African bats. Puku **4**, 155—165.
Krzanowski, A. (1791): Niche and species diversity in temperate zone bats (Chiroptera). Acta zool. Cracov., **16**, 683—694.
Kuhn, H. J. (1961): *Scotonycteris zenkeri* Matschie, 1894 in Liberia. Bonn. zool. Beitr. **12**, 231—234.
— (1962): Zur Kenntnis der Microchiropteren Liberias. Zool. Anz., **168**, 179—187.
— (1965): A provisional check-list of the mammals of Liberia. Senck. biol., **46**, 321—340.
Kulzer, E. (1959): Fledermäuse aus Ostafrika. Zool. Jb. Syst., **87**, 13—42.
— (1962): Fledermäuse aus Tanganyika. Z. Säugetierkunde **27**, 164—181.
MacArthur, R. H. (1965): Patterns of species diversity. Biol. Rev., **40**, 510—533.
MacArthur, R. H.; MacArthur, J. W. (1961): On bird species diversity. Ecology, **42**, 594—598.
McNab, B. K. (1971): The structure of tropical bat faunas. Ecology **52**, 352—358.
Monard, A. (1939): Résultats de la mission scientifique du Dr. Monard en Guinée Portugaise 1937—1938. III. Chiroptères. Arq. Mus. Bocage, **10**, 49—80.
Novick, A. (1958): Notes on an additional example of the fruit bat, *Scotonycteris ophiodon* Pohle. Postilla **34**, 1—5.
Panouse, J. B. (1951): Les chauves-souris du Maroc. Trav. Inst. Sci. chérif., **1**, 1—120.
— (1953): Observations sur les chauves-souris du Maroc et addition d'une nouvelle espèce *M. mystacinus* (Kuhl 1819) à la faune marocaine. Bull. Soc. Sci. nat. Phys. Maroc **33**, 89—107.

— (1955): Contribution à l'étude des chauves-souris du Maroc: *Pipistrellus savii* et *Barbastella barbastellus.* Bull. Soc. Sci. nat. Phys. Maroc, **35**, 257—263.
van der Pijl, L. (1957): The dispersal of plants by bats. Acta Bot. Neerl., **6**, 291—315.
Peterson, R. L. (1971): The systematic status of the African molossid bats *Tadarida bemmeleni* and *Tadarida cistura.* Can. J. Zool., **49**, 1347—1354.
Roberts, A. (1951): The mammals of South Africa. Trustees of The mammals of South Africa Book Fund, Johannesburg.
Ross, A. (1967): Ecological aspects of the food habits of insectivorous bats. Proc. West. Found. Vertebr. Zool., **1**, 205—263.
Schoener, T. W. (1965): The evolution of bill size differences among sympatric congeneric species of birds. Evolution, **19**, 189—213.
Setzer, H. W. (1957): A review of Libyan mammals. J. egypt. publ. Hlth. Ass., **32**, 41—82.
Simpson, G. G. (1964): Species density of North American recent mammals. Syst. Zool., **13**, 57—73.
Smithers, R. H. N. (1968): A chek list and atlas of the mammals of Botswana (Africa). Trustees natl. Mus. Rhodesia.
Storch, G. (1968): Funktionsmorphologische Untersuchungen an der Kaumuskulatur und an korrelierten Schädelstrukturen der Chiropteren. Abh. senckenberg. naturf. Ges., **517**, 1—92.
Struhsaker, T. T. (1961): Morphological factors regulating flight in bats. J. Mammal., **42**, 152—159.
Tamsitt, J. R. (1967): Niche and species diversity in neotropical bats. Nature, London, **213**, 784—786.
Toschi, A. (1954): Elenco preliminare dei mammiferi della Libia. Suppl. Ric. Zool. appl. Caccia, Bologna, **2**, 241—273.
Veiga-Ferreira, M. C. (1949): Notas acerca dos microquirópteros da Guiné Portuguesa. Ann. Jta. Missões Geograf. Invest. colon. Lisboa, (Trab. Missão Zool. Guiné), **4**, 187 bis 297.

Anschrift des Verfassers: Dr. D. Kock, Forschungsinstitut Senckenberg, 6 Frankfurt a. M., Senckenberg-Anlage 25

Les chromosomes des *Sorex* du groupe *araneus-arcticus* (Mammalia, Insectivora)[1]

Par A. Meylan et J. Hausser

Station fédérale de Recherches agronomiques, Nyon, Suisse

Réception du Ms. 18. 9. 1972

Introduction

Parmi les musaraignes du genre *Sorex* L., 1758, Hoffmann (1971) distingue, à la suite des travaux des systématiciens russes et américains, le groupe *araneus-arcticus.* Or, les limites de ce groupe sont mal définies et la position systématique de ses représentants pose encore nombre de problèmes. L'analyse chromosomique peut cependant

[1] Travail bénéficant du subside no 5263/3 du Fonds national suisse de la Recherche scientifique.

Z. Säugetierkunde 38 (1973) 143—158

ASTM-Coden: ZSAEA 7

apporter de précieux renseignements tant sur les relations taxonomiques que sur l'évolution des diverses populations.

Le premier caryotype d'une espèce de ce groupe a été décrit de Suisse par Bovey (1949) qui, chez des ♂♂ de *S. araneus* L., 1758, note la présence d'un trivalent sexuel, sans toutefois parvenir à en déterminer la nature. Cette dernière, correspondant au schéma X — Y_1Y_2 a été précisée par Sharman (1956). Depuis cette époque, ce complexe sexuel a été retrouvé par de nombreux auteurs dans toute l'Europe, en Russie et en Sibérie ainsi qu'en Amérique du Nord chez des musaraignes du genre *Sorex* dotées par ailleurs de formules chromosomiques très différentes.

Les caractéristiques des caryotypes actuellement connus peuvent se résumer comme suit: chez *S. araneus* existent deux types chromosomiques distincts appelés A et B par l'un de nous (Meylan 1964). Le type A, distribué en Europe des Pyrénées au Rhin, est défini par un nombre diploïde autosomique (2Na) constant et égal à 20 et un nombre fondamental autosomique (NFa) de 40, en comptant les petits bras courts de la paire autosomique acrocentrique. Le type B, occupant la Grande-Bretagne, la Scandinavie et l'est de l'Europe, est polymorphe, le 2Na variant de 18 à 30 avec un NFa de 36. 24 bras autosomiques sont impliqués dans le polymorphisme robertsonien de cette forme; le sens du processus (fusions ou fissions centriques) n'a cependant jamais été déterminé avec précision. Meylan (1964) a admis que les populations de type B de Suisse relèvent d'un même caryotype de base de 2Na = 20 et Ford et Hamerton (1970) ont trouvé une parfaite anologie des métacentriques chez tous les sujets étudiés en Grande-Bretagne. Par contre, Orlov et Koslovsky (1969) ont découvert une différence dans le caryotype d'individus provenant de Sibérie et Fredga, cité par Ford et Hamerton (1970) et *in litt.*, a trouvé une autre morphologie autosomique chez des *S. araneus* du nord de la Suède. Ainsi donc, des fusions centriques intervenant dans un ordre différent ou des réarrangements chromosomiques plus complexes seraient à l'origine de caryotypes distincts au sein du type B. Il faut relever que Ford (1964) a déjà mis en évidence, chez un sujet de la forme B de Grande-Bretagne, une modification chromosomique non-robertsonienne. Notons encore que les types A et B de *S. araneus* ne semblent sympatriques que sur d'étroites bandes (Meylan 1964; Ott 1968). Aucun hybride n'ayant été capturé dans les deux zones de contact étudiées, Ott a élevé la forme A au rang d'espèce, la nommant *S. gemellus* Ott, 1968.

Koslovsky (1971) a étudié des musaraignes de Sibérie usuellement rattachées à *S. arcticus* Kerr, 1792. Trouvant chez les sujets de Kemerovo et chez ceux d'Irkoutzk des formules chromosomiques différentes, il leur attribue un statut d'espèce, respectivement *S. sibiriensis* Ognev, 1921, et *S. irkutensis* Ognev, 1933. Toutes deux sont caractérisées par le même NFa de 52 (considéré comme nombre fondamental NF par Koslovsky) avec des nombres diploïdes 2N de 32 ♀, 33 ♂ et 36 ♀, 37 ♂.

Pour *S. arcticus* d'Amérique du Nord, seuls les 2N et NF ont été mentionnés par Meylan (1968). Le caryotype de cette espèce est présenté dans le cadre de cette étude.

Au cours de ces dernières années, nous avous capturé et fixé des *S. araneus* dans diverses régions d'Europe et plus particulièrement en Suisse. En sélectionnant des sujets de quelques populations et en nous fondant sur les données de la littérature, nous avons cherché à déterminer les différents types de variation robertsonnienne caractérisant la forme B. La comparaison des divers caryotypes connus du groupe *araneus-arcticus* nous permet de donner de celui-ci une définition cytologique. Enfin, bien que des données très importantes relatives aux formules chromosomiques manquent encore, en particulier pour les musaraignes de Sibérie extrême-orientale et pour *S. arcticus tundrensis* que Hoffmann et Peterson (1967) rattachent aux formes asiatiques, nous pouvons déjà tirer de précieuses indications sur les relations qui existent entre les divers représentants de ce groupe.

Matériel et méthode

Aux nombreux *S. araneus* étudiés par l'un de nous (MEYLAN 1964, 1965), nous pouvons ajouter 69 individus provenant de 36 localités nouvelles. Ce matériel, récolté au cours de ces dernières années (Tableau 1) nous permet de préciser la répartition des types A et B. Enfin, nous avons examiné un ♂ et une ♀ de *S. arcticus* capturés le 12 juillet 1967 dans le Whiteshell Provincial Park, Manitoba, Canada, animaux qui nous ont été aimablement remis par CH. H. BUCKNER, Dr. tous les spécimens étudiés seront déposés au Muséum d'Histoire naturelle de Genève.

Les préparations microscopiques ont été effectuées en suivant la technique décrite précédemment (MEYLAN 1967). Les mensurations des chromosomes ont été réalisées sur les dessins au trait de métaphases photographiées, et projetées, le grossissement étant alors de 5000 x.

Pour comparer les divers caryotypes, nous avons pris en considération la longueur de chaque bras et la longueur totale des chromosomes. Les valeurs obtenues ont ensuite été transcrites en pour mille de la longueur totale des éléments du stock haploïde ♀, soit de la demi-

Tableau 1

Nouvelles données cytologiques pour les types A et B de *S. araneus*

		n	2Na
Type A			
Chavannes-de-Bogis (Vaud)	CH	2	20
Genolier (Vaud)	CH	2	
Mollens (Vaud)	CH	1	
Puidoux (Vaud)	CH	1	
Lignières (Neuchâtel)	CH	1	
Saint Ursanne (Berne)	CH	3	
Ocourt (Berne)	CH	1	
Felsenau (Argovie)	CH	1	
Sempach (Lucerne)	CH	2	
Altenrhein/Thal (Saint Gall)	CH	3	
Saint Jacques-des-Blats (Cantal)	F	1	
Bonnevaux (Doubs)	F	1	
Saint Michel en l'Herm (Vendée)	F	2	
Type B			
Le Chenit (Vaud) *	CH	2	20
Bullet (Vaud)	CH	2	20
Les Ponts-de-Martel (Neuchâtel)	CH	2	21—22
La Chaux-du-Milieu (Neuchâtel)	CH	1	21
Les Hauts-Geneveys (Neuchâtel) *	CH	1	20
Saint Brais (Berne)	CH	1	20
Bonfol (Berne)	CH	2	22
Meienried (Berne)	CH	2	20
Marsens (Fribourg)	CH	1	20
Sambrancher (Valais) *	CH	1	23
Ayer (Valais)	CH	2	23
Warth/Uesslingen (Thurgovie)	CH	1	23
Saint Gothard (Tessin)	CH	3	23—24
San Antonio (Tessin) *	CH	1	22
Bivio (Grisons)	CH	2	21
Ramosch (Grisons)	CH	3	?
Kolbsheim (Bas-Rhin)	F	2	24
Les Alberts (Hautes-Alpes)	F	7	22—24
Garmisch-Partenkirchen (Bavière)	D	1	24
Neusiedl am See	A	3	23
Zwerovka-Zuberec	CS	5	22—23
Bialowieza	CS	1	22
Studenec	PL	2	20

longueur de tous les éléments pour les ♀♀ et de la demi-longueur des autosomes additionnée de celle de l'X pour les ♂♂. Notons que si chez les ♂♂ la détermination des chromosomes sexuels X et Y_2 n'offre aucune difficulté, l'Y_1 ne peut être reconnu avec certitude que chez les individus dépourvus d'autosomes acrocentriques de petite taille. Lorsque plusieurs éléments de même nature étaient présents, nous avons toujours choisi le plus petit comme Y_1. Pour chaque chromosome à centromère intercalaire, nous avons encore calculé l'indice centromérique IC, soit le rapport de la longueur du bras court sur la longueur totale. Pour notre matériel, nous donnons toujours des valeurs moyennes, fondées sur trois cinèses par individu analysé.

Afin de mettre en évidence des différences dans l'ordre des fusions centriques caractérisant le type B de *S. araneus,* il fallait d'une part couvrir l'ensemble de l'aire de répartition de cette forme et d'autre part nous limiter aux caryotypes à 2N le plus bas possible. En effet, lorsque les bras autosomiques sont présents sous forme d'acrocentriques, leur contraction est souvent plus forte que dans leurs homologues réunis en métacentriques. Cette différence est d'autant plus marquée que les bras sont plus longs et une comparaison uniqmement fondée sur leur taille s'avère délicate. Ceci nous a conduit à retenir 10 localités soit Gadevang (DK), Geilo et Olderdalen (N), Vedasa et Dillnäs (S), Nirvas (SF) (voir Meylan 1965) auxquelles il faut ajouter celles qui sont indiquées par un astérisque dans le Tableau I. En chaque point, nous n'avons retenu qu'un individu ayant fourni des métaphases particulièrement claires. Nous avons ajouté à notre matériel les mêmes données relevées sur les figures 2 (caryogrammes 1, 4 et 5) publiée par Orlov et Koslovsky (1969) et 1 (a et v) du travail de Koslovsky (1970), ainsi que sur une photographie d'une métaphase d'un sujet d'Irkoutsk que nous a gracieusement fourni B. Krahl, Dr. Au total, 38 cinèses ont été mesurées et les caryotypes rencontrés dans 14 localités confrontés.

La comparaison des quatre caryotypes principaux actuellement connus dans le groupe *araneus-arcticus* est fondée, pour *S. araneus,* sur trois individus de type A de Suisse occidentale, du Jura français et de Belgique et sur trois sujets de type B de la population d'Europe continentale, et pour *S. arcticus* d'Amérique du Nord sur les deux spécimens étudiés dans ce travail. Enfin, parmi les musaraignes de Russie rattachées également à *S. arcticus,* nous avons dû nous limiter, vu la faible qualité des métaphases présentées, à une seule des cinèses publiées (figure 1 (l) de Koslovsky, 1971) provenant d'un individu de Kemerovo.

Le polymorphisme du type B de *S. araneus*

De nombreux caryogrammes de cette forme ayant déjà été publiés (Meylan 1964, 1965; Orlov et Alenin 1968; Koslovsky 1969; Orlov et Koslovsky 1969; Koslovsky 1970; Ford et Hamerton 1970), nous nous limitons ici à donner les résultats graphiques des mensurations relevées sur les 38 métaphases retenues. Pour débuter, nous avons comparé la longueur relative de chacun des bras des chromosomes. Dans la Figure 1, les bras autosomiques ont été ordonnés selon leurs longueurs décroissantes, les valeurs moyennes étant reliées entre elles pour rendre compte de la diminution progressive de taille. Le coefficient de variation est de même ordre pour chacun d'entre eux, un peu plus marqué pour les grands bras dont l'état de contraction est moins constant que pour les bras courts. L'analogie de leurs longueurs dans les caryotypes des diverses populations nous autorise à considérer ces éléments comme identiques et à admettre que seuls des processus robertsoniens sont en cause. Bien que présentant une contraction plus variable, les chromosomes sexuels sont toujours identiques et les longueurs de leurs bras n'ont pas été reportées dans la Figure 1.

Dans une seconde étape, nous avons désigné, en regard de chaque bras, le chromosome auquel il se rapporte. Les autosomes sont numérotés en fonction de leurs longueurs décroissantes. Ainsi, dans la Figure 1, les grands chiffres indiquent le grand bras et les petits chiffres, le bras court de chaque élément. Nous constatons alors que l'ordre de ces chiffres n'est pas constant, un même bras pouvant, suivant l'origine du sujet examiné, appartenir à des chromosomes de paires différentes. Nous avons ainsi reconnu quatre types de formules chromosomiques distincts, dont seuls trois sont mentionnés dans la Figure 1. Le premier, indiqué par un cercle, concerne les individus d'Europe, de la Suisse au Danemark. L'individu de Moscou, étudié par Orlov

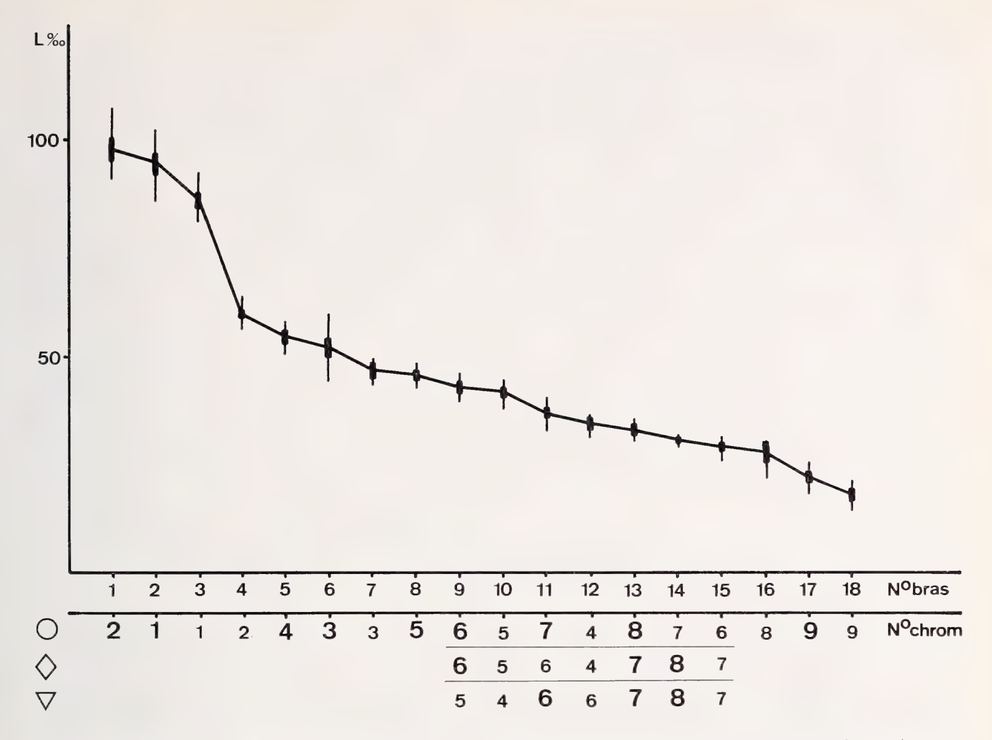


Fig. 1. Longueurs relatives (L ‰) des bras autosomiques de *S. araneus* type B disposées en ordre de grandeurs décroissantes. Les numéros des chromosomes auxquels ces bras appartiennent sont indiqués pour trois populations (explications complémentaires dans le texte)

et Koslovsky (1969), semble appartenir également à cette population, bien que l'examen de ce seul caryogramme ne nous permette pas de l'affirmer en toute certitude. Il est vraisemblable que les *S. araneus* de Grande-Bretagne possèdent aussi ce même caryotype, le schéma donné par Ford et Hamerton (1970) correspondant à nos mesures pour cette population d'Europe continentale.

Désigné par un losange dans notre figure, le deuxième type, qui diffère du groupe européen principalement par sa paire 6 beaucoup plus métacentrique, est localisé dans la partie sud de la péninsule scandinave. Un seul sujet du nord, provenant de Olderdalen en Norvège, a été analysé. Il représente un troisième type de formule chromosomique dont il n'a pas été tenu compte dans la Figure 1. Enfin, les individus de Sibérie montrent une paire 4 très différente, ce qui a déjà été signalé par les auteurs russes (Orlov et Koslovsky 1969). Ce type est indiqué par un triangle dans la Figure 1.

Pour mieux mettre en évidence les différences entre les caryotypes des populations étudiées, nous avons comparé entre elles les données d'Europe, du sud de la Scandinavie et de Sibérie en nous limitant chaque fois aux trois individus au nombre diploïde le plus bas. La Figure 2 montre les caractéristiques des chromosomes sous forme d'un diagramme, l'indice centromérique IC étant rapporté à la longueur totale L. La position particulière des éléments de la paire 4 de la population sibérienne et de la paire 6 de celle de Scandinavie du sud est immédiatement perceptible, alors que les autres différences, impliquant la fusion d'acrocentriques de taille voisine, sont moins nettes. Les rectangles représentant l'étendue de la variation montrent que celle-ci est particulièrement importante pour le chromosome sexuel X.

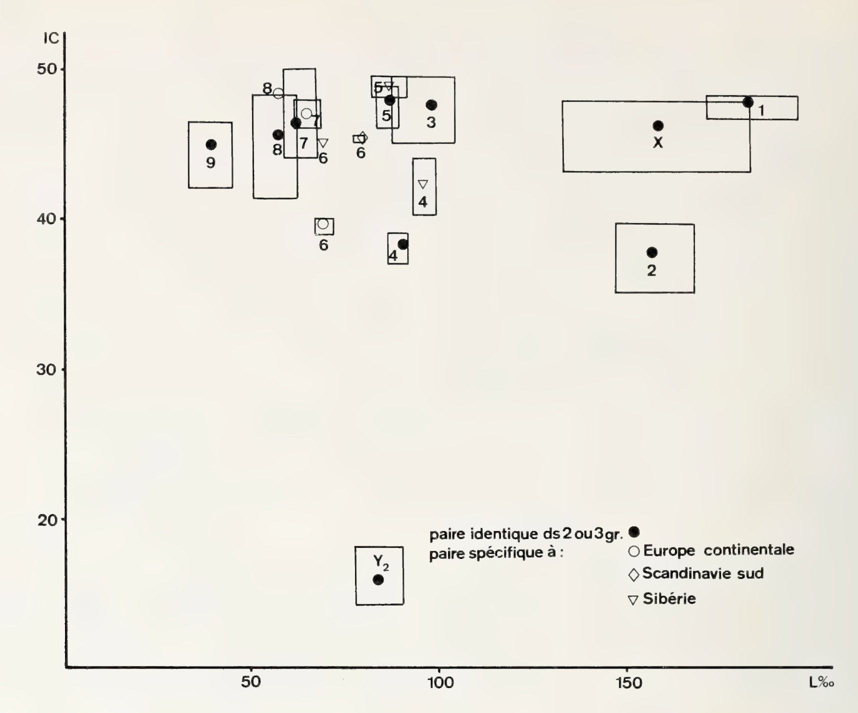


Fig. 2. Représentation graphique de l'indice centromérique (IC) en fonction de la longueur relative des chromosomes (L ‰) pour trois populations de *S. araneus* type B

Cinq des six paires concernées par le polymorphisme robertsonien résultent de fusions différentes dans les populations considérées (Fig. 1 et 2). Il est hors de doute que des recherches plus étendues permettront de déceler aussi que la paire 3 n'est pas homologue dans toutes les populations.

Bien que les échantillons examinés soient faibles et que l'analogie des bras, basée uniquement sur des mensurations, ne soit pas toujours certaine, nous devons admettre que le polymorphisme robertsonien de ce groupe procède de fusions et non de fissions centriques, conduisant ainsi à des caryotypes différents. La formule chromosomique primitive du type B de *S. araneus* devrait donc présenter un nombre élevé d'éléments acrocentriques. La grande répartition géographique des caryotypes analogues nous conduit à considérer la fusion centrique comme un processus relativement rare, chaque fusion s'étant répandue très vite à travers l'aire de distribution de ce type, retenue ou non, au niveau des populations locales, suivant l'avantage sélectif qu'elle leur conférait et arrêtée seulement lorsque l'un des bras concernés était déjà impliqué dans une autre paire méta- ou submétacentrique.

Il serait intéressant de préciser les rapports existant entre ces populations caractérisées par des fusions centriques différentes. Des croisements expérimentaux permettraient, par l'étude de la méïose et de la fécondité des descendants, d'une part de préciser des relations entre les différents caryotypes et, d'autre part, de définir le degré d'isolement des groupes considérés. Le problème soulevé ici est comparable à celui actuellement étudié chez les diverses formes chromosomiques des *Mus* d'Europe (voir Gropp, Olert et Maurizio 1971).

Dans chacun des groupes à caryotype distinct se manifeste, au niveau de certaines populations locales, un polymorphisme robertsonien interne, phénomène qui a été signalé la première fois en Grande-Bretagne (Ford, Hamerton et Sharman 1957),

puis observé également en Europe (Meylan 1964, 1965) et jusqu'en Sibérie (Koslovsky 1970). Cependant, cette variation interne ne se rencontre pas dans toutes les localités et elle ne touche qu'une, deux ou très rarement trois paires métacentriques. Il est vraisemblable qu'un polymorphisme plus étendu entraînerait l'apparition d'individus hautement hétérozygotes, ce qui limiterait alors leur fécondité, un phénomène identique existant entre *Mus musculus* et *M. poschiavinus* (Tettenborn et Gropp 1970). Là encore, des hybridations expérimentales entre individus à nombres diploïdes éloignés, mais appartenant au même groupe de caryotype, conduiraient à déterminer le degré d'isolement engendré par ces mécanismes.

Notons enfin que si l'évolution chromosomique du type B de *S. araneus* est essentiellement basée sur des fusions centriques, d'autres modes de transformation peuvent également jouer un rôle. Ainsi à San Antonio (Tessin, Suisse), nous avons découvert, chez un ♂ doté de 25 chromosomes, une inversion péricentrique présente à l'état hétérozygote dans l'un des autosomes acrocentriques appartenant probablement à la paire 8. Dans la métaphase présentée (Fig. 3), les flèches indiquent l'élément modifié ainsi que les petits autosomes de la paire 9. Ce cas, encore isolé, ne permet pas de conclure quant à la signification évolutive de l'inversion péricentrique dans ce groupe.

Le caryotype de *S. arcticus* Kerr

Selon Hall et Kelson (1959), les deux spécimens étudiés, qui proviennement du Whiteshell Provincial Park, Manitoba, Canada, doivent être rattachés à la sous-espèce *S. arcticus arcticus* Kerr. Bien que leurs nombres diploïdes de 29 pour le ♂ et de 28 pour la ♀ aient été mentionnés dans un précédent travail (Meylan 1968), la

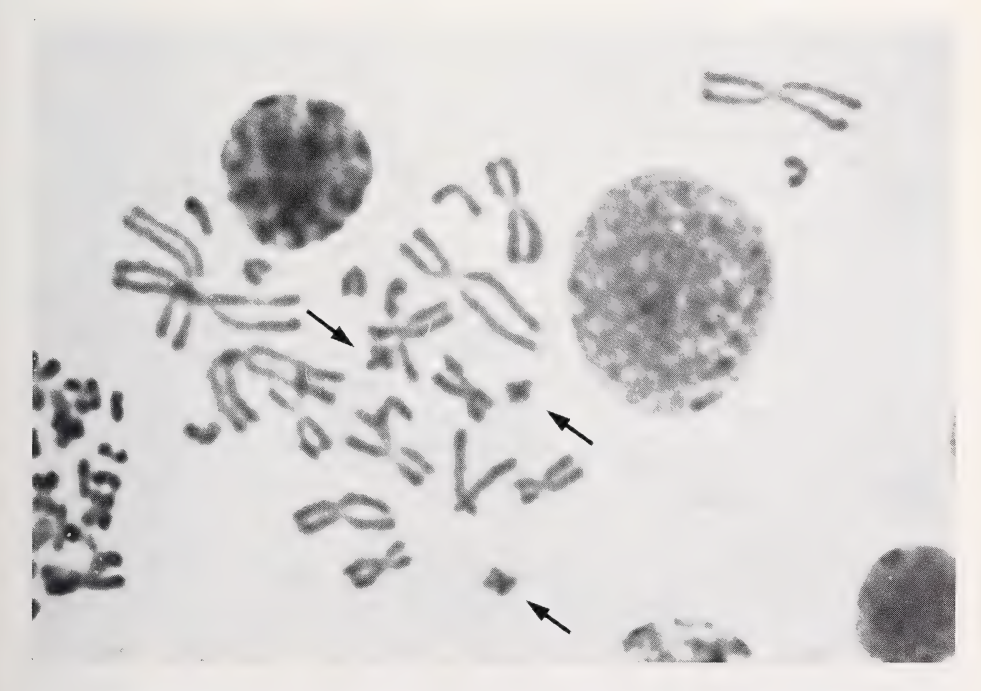


Fig. 3. Métaphase diploïde relevée chez un ♂ de *S. araneus* type B de San Antonio, Tessin, Suisse, montrant une inversion péricentrique hétérozygote (rate x 2500). Les flèches indiquent les chromosomes de la paire 9 et le métacentrique néoformé

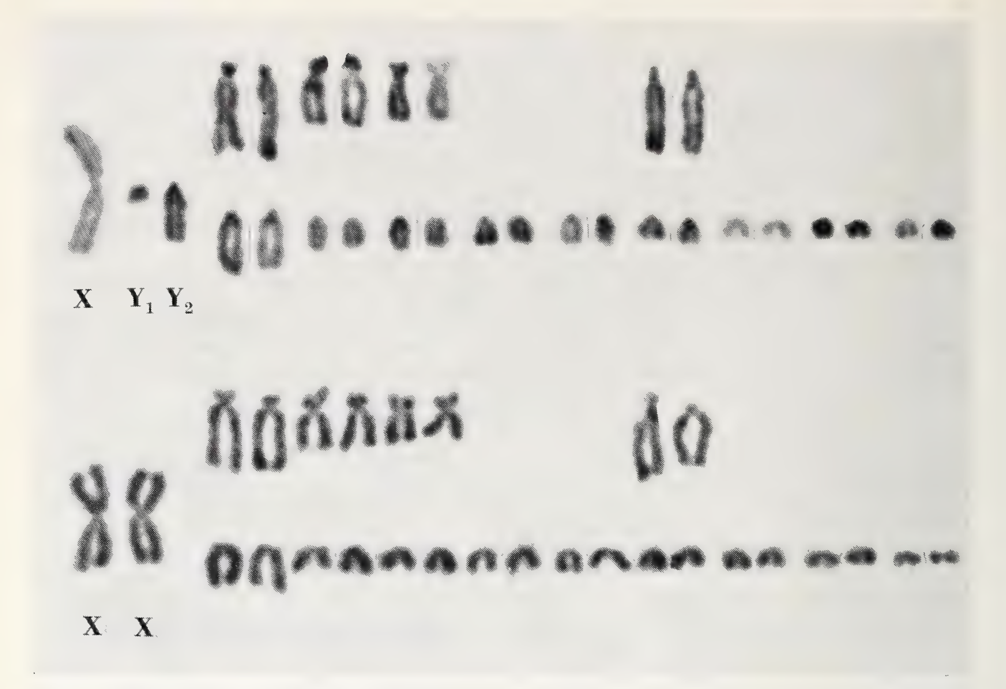


Fig. 4. Caryogrammes de *S. arcticus* ♂ et ♀ du Whiteshell Provincial Park, Manitoba, Canada (rate x 2500)

formule chromosomique de cette musaraigne n'a jamais été présentée. La Figure 4 donne les caryotypes ♂ et ♀ relevés chez les deux sujets analysés.

L'examen de ce matériel permet immédiatement de noter que *S. arcticus* est doté d'un trivalent sexuel de même nature que celui caractérisant les différentes formes de *S. araneus*. Par contre, la morphologie des autosomes est sensiblement différente. Dans les caryogrammes présentés (Fig. 4), ils ont été réunis en trois groupes. Les deux premiers rassemblent des éléments montrant deux bras nettement distincts et facilement identifiables, les autosomes de la quatrième paire étant caractérisés par un centromère subterminal. Tous les autres autosomes, formant le troisième groupe, sont acrocentriques. Une paire, plus grande, est également reconnaissable, alors que toutes les autres ont été formées arbitrairement vu la longueur régulièrement décroissante des éléments. Le 2Na de *S. arcticus* est égal à 26 et le NFa à 34.

Il faut noter que si les deux individus étudiés possèdent la même formule chromosomique, il n'est pas certain que *S. arcticus* soit caractérisé par cet unique caryotype. La présence de nombreux autosomes acrocentriques permet d'envisager que, comme chez *S. araneus,* diverses fusions centriques ou d'autres réarrangements plus complexes puissent se produire.

Comparaison des types chromosomiques actuellement connus dans le groupe *araneus- arcticus*

Pour cette étude, nous avons retenu quatre types principaux de formules chromosomiques. Chez *S. araneus,* nous avons pris en considération le type A *(S. gemellus)* et la forme européenne du type B. Pour *S. arcticus,* la forme du Manitoba que nous appellerons C et une de celles de Sibérie, nommées ici D, soit la forme de Keme-

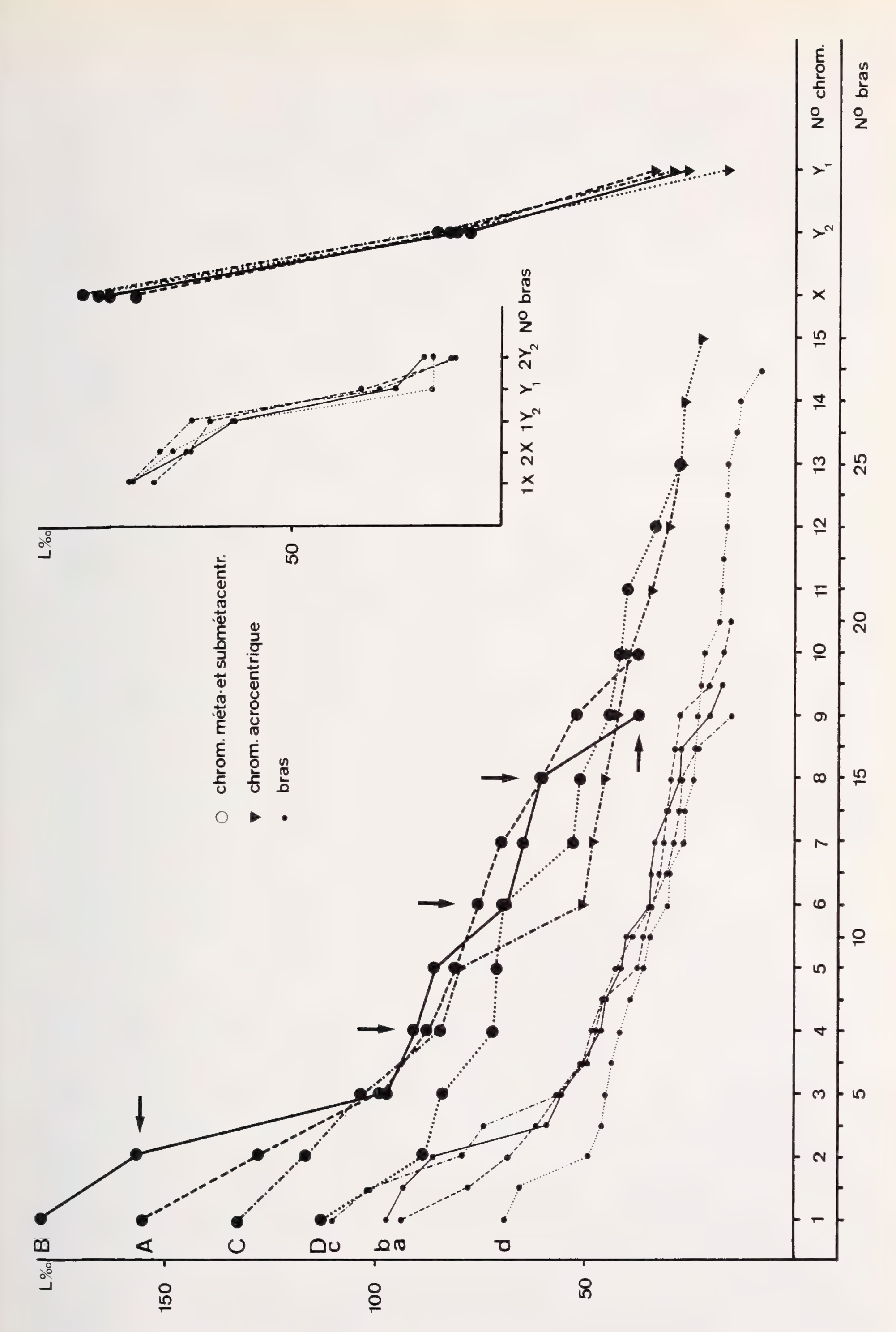


Fig. 5. Longueurs relatives (L ‰) des chromosomes (lettres majuscules) et des bras (lettres minuscules) disposées en ordre de grandeurs décroissantes pour les quatre types de *Sorex* étudiés (explications complémentaires dans le texte)

rovo *(S. sibiriensis)* ont été examinées. Notons que pour ce dernier type, nous n'avons pu suivre la proposition de sériation de KOSLOVSKY (1971). Cet auteur admet comme Y_2 un élément submétacentrique dont la taille est beaucoup trop grande aussi bien par rapport à l'X qu'en fonction de la longueur totale du stock autosomique. Un chromosome dont la morphologie et la grandeur sont analogues à l'Y_2 des autres types étudiés se trouve cependant dans cette cinèse (1[er] élément de la paire 4 de l'arrangement de l'auteur). Il est alors possible de construire un meilleur caryogramme en admettant une inversion péricentrique dans un couple autosomique. Ce type de variation est d'autant plus plausible que KOSLOVSKY lui-même l'admet pour un sujet d'Irkoutzk présenté dans la même publication. Nous avons de plus reconnu certains petits bras courts, ce qui porte le NFa à 54–56.

La comparaison de ces caryotypes est illustrée par la Figure 5. Dans ce graphique, nous avons reporté d'une part les longueurs des différents chromosomes (lettres majuscules) et d'autre part, celles des bras (lettres minuscules). Précisons que les bras comme les chromosomes ont été alignés en tenant compte uniquement de leur taille décroissante. Pour chaque type, les valeurs moyennes sont reliées par un tracé caractéristique.

Le premier élément frappant de cette comparaison est la grande analogie du complexe sexuel dans les quatre formes considérées. Si une nette variation s'observe toutefois au niveau de l'Y_1, elle provient sans doute du choix arbitraire de cet élément: en effet, lorsque plusieurs acrocentriques étaient présents, c'est toujours le plus petit qui a été retenu. Ce choix ne se justifiait probablement pas dans tous les cas. Il est regrettable que la structure du trivalent sexuel n'ait pu être observée dans des divisions méïotiques de ♂♂ de *S. arcticus;* toutefois, l'analogie relevée nous paraît suffisante pour envisager une origine commune de ce complexe dans les quatre groupes considérés.

Les types chromosomiques A et B de *S. araneus* ont déjà été comparés par MEYLAN (1964) et par FORD et HAMERTON (1970). Le type A présente quatre bras autosomiques de plus que B et les auteurs anglais admettent qu'ils possèdent cinq paires communes, indiquées, par des flèches dans la Figure 5. Cependant, si l'on considère que dans la race B les paires 3 à 8 sont sujettes au polymorphisme robertsonien, alors que ce phénomène n'a jamais été découvert chez A, et que la correspondance des longueurs au niveau de ces paires de taille moyenne est loin d'être parfaite, nous doutons sérieusement de leur origine commune. En revanche, l'analogie des paires 1 de A et 2 de B ainsi que 10 de A et 9 de B semble admissible.

Si nous considérons les longueurs relatives des bras autosomiques des types A et B, nous constatons que les bras 2 et 3 sont plus courts chez A que chez B; cette différence se trouve compensée par la présence de bras supplémentaires chez A. Pour le reste, les deux lots s'épousent très étroitement et peuvent, dans l'état actuel de nos connaissances, mais avec une certaine prudence, être considérés comme homologues. En effet, les autosomes de la paire 4 de A présentent une zone hétérochromatique qui ne se retrouve pas chez B. Bien que ces deux formes A et B soient de toute évidence étroitement apparentées, il nous paraît difficile de suggérer un schéma précis de la séquence des réarrangements chromosomiques permettant de les relier. Le caryotype de l'espèce américaine *S. arcticus,* considérée comme type C, ne diffère que peu de ceux des *S. araneus* A et B. Son NFa de 34 est très voisin de celui du type B, égal à 36. La sériation des bras autosomiques nous montre une parenté étroite. Si les premiers éléments sont plus longs, cette différence est compensée par leur nombre inférieur. Nous pouvons admettre que la forme C est proche des types européens de *S. araneus,* sa parenté avec eux étant voisine de celle reliant A et B. La comparaison est particulièrement éloquente entre le type C et les formes de B à nombre diploïdes élevés.

Le NFa des «*arcticus*» de Sibérie, type D *(S. sibiriensis)*, est nettement supérieur à ceux des autres représentants du groupe. La série décroissante des bras autosomiques de cette forme montre qu'ils sont sensiblement plus courts; en revanche, beaucoup des chromosomes à centromère intercalaire (paires 7 à 14) correspondent tant au bras du type B qu'aux éléments acrocentriques du type C. Cette similitude de taille nous permet de considérer que le principal mécanisme qui a séparé cette forme des autres est l'inversion péricentrique. Les deux grandes paires d'acrocentriques caractérisant les individus d'Irkoutzk *(S. irkutensis)*, la présence d'inversions péricentriques hétérozygotes dans ce même matériel ainsi que chez le sujet que nous avons réexaminé — si notre hypothèse concernant le Y_2 est correcte — viennent confirmer cette idée. En tenant compte des correspondances énoncées ci-dessus, nous pouvons avancer qu'un minimum de huit inversions péricentriques ont fait diverger cette forme des autres. Il est évident que d'autres transformations ont joué un rôle, plus difficile à détecter.

Distribution des différents représentants du groupe *araneus-arcticus*

La répartition des formes prises en considération dans ce travail est représentée dans la Figure 6. En Europe occidentale, la distribution des types A et B est fondée sur des données cytologiques. Pour le reste, nous nous sommes appuyés sur les cartes publiées par Hoffmann et Peterson (1967) et Youdin (1971). L'aire de répartition des différents types est indiquée par des hachures, les signes figurant les principales localités d'où des animaux ont été analysés. Suivant Hoffmann et Peterson, nous avons séparé chez les *S. arcticus* américains, *S. arcticus tundrensis* (lettre E) de l'espèce type à laquelle appartiennent les individus analysés (lettre C).

Le type A est répandu en Europe occidentale des Pyrénées au Rhin. Nous n'avons pas tenu compte des données relatives à l'Espagne (Van den Brink 1967), des études en cours sur les *Sorex* de ce pays faisant douter de leur appartenance au type A (Ortiz comm. pers.) Bien que la limite de répartition orientale de la forme A ne soit pas très franche, l'étude des rares zones de contact connues entre A et B (Meylan 1964; Ott 1968) nous montre que ces deux musaraignes ne doivent se rencontrer que sur d'étroites bandes. Il est fort possible en revanche, comme nous le suggèrent les données cytologiques de Suisse (Fig. 7) que l'on trouve une mosaïque de populations non sympatriques des deux types sur une tranche de 200 à 400 km de large des Alpes occidentales au nord des Pays-Bas. Notons enfin qu'en Suisse, le type A ne semble guère dépasser l'altitude de 1000 m., alors que B, qui occupe toutes les hau-



Fig 6. Répartition géographique des *Sorex* du groupe *araneus-arcticus.* Les signes indiquent les principales localités d'où des individus ont été analysés cytologiquement (signes noirs = données personnelles, signes blancs = données de la littérature): cercles = type A; triangles = B; carré = C et losanges = D



Fig. 7. Répartition en Suisse des types A et B de *S. araneus*

teurs, existe également en plaine.

Dans l'aire de répartition du type B, nous n'avons pas reporté les données relatives à la distribution des groupes à fusions centriques différentes, les données actuelles étant encore par trop fragmentaires. Des études complémentaires permettront de définir les limites de ces zones et de connaître leurs éventuels recoupements. Relevons, pour terminer, que l'aire de répartition du type B recouvre largement celle des formes sibériennes de *S. arcticus,* réunies ici sous la lettre D.

Discussion et conclusion

Bien que toutes les espèces réunies dans le groupe *araneus-arcticus* délimité en 1971 par Hoffmann (groupe 1 de cet auteur) n'aient pas encore fait l'objet d'une étude chromosomique, il nous paraît possible de remplacer les critères généralement utilisés par une définition cytologique. En effet, chez tous les types examinés dans ce travail, nous avons relevé la présence de chromosomes sexuels multiples identiques, correspondant au schéma X-Y_1Y_2. Une telle structure étant rare chez les mammifères, nous devons admettre que dans l'évolution du genre *Sorex,* la translocation d'un bras autosomique sur l'X primitif n'a dû se produire qu'une seule fois (Matthey 1964; Fredga 1970). Notons que même si des différences dans la morphologie de ce trivalent sexuel devaient être observées, elles pourraient aussi s'expliquer par des réarrangements secondaires plutôt que par des formations indépendantes.

Nous proposons de ne retenir dans le groupe *araneus-arcticus* que les *Sorex* présentant ce complexe sexuel X-Y_1Y_2. Dans l'état actuel de nos connaissances, nous devons déjà en exclure deux espèces: *S. unguiculatus* Dobson doté d'un 2N égal à 42 avec un NF de 62 (Takagi et Fujimaki 1966) et *S. vir* Allen (= *S. roboratus* Hollister selon Youdin 1971) caractérisé par le même 2N avec un NF de 70 (Orlov et Koslovsky 1971). Du point de vue cytologique, ces deux espèces doivent être rapprochées de *S. isodon* Turov (2N = 42, NF = 68, Halkka et al. 1970; Koslovsky et Orlov 1971), de *S. shinto saevus* Thomas (2N = 42, NF = 62, Takagi et Fujimaki 1966) et de *S. caecutiens* Laxmann (2N = 42, NF = 68, Skaren et Halkka 1966; Fredga 1968).

En nous référant à l'hypothèse d'Hoffmann et Peterson (1967) sur l'évolution des Soricidés du groupe *araneus-arcticus,* nous admettons que le trivalent sexuel est apparu dans une souche primitive localisée en Asie avant les glaciations pléistocènes. Elle aurait alors envahi l'ensemble de la zone holoarctique au cours de la glaciation de Mindel, se diversifiant ensuite en *S. arcticus* en Amérique du Nord et en *S. araneus* en Eurasie lors de l'isolement subséquent. Au cours du Riss, des populations américaines auraient regagné la région sibérienne. Certains de ces *S. arcticus* auraient finalement été isolés au cours du Würm dans la région de Behring alors couverte de toundra, fournissant ensuite *S. a. tundrensis* en Alaska et *S. a. borealis* en Sibérie.

C'est probablement à la même époque, soit au cours de cette dernière glaciation, qu'en Europe se sont séparées les formes A et B de *S. araneus* (MEYLAN 1965). Nous pouvons ajouter que l'origine des groupes à fusions centriques différentes mis en évidence chez le type B pourraient aussi résulter d'isolements secondaires au cours de la même période.

Du point de vue chromosomique, nous pouvons considérer que les formes primitives de *Sorex,* dépourvues de trivalent sexuel, devaient être caractérisées par 42 éléments, nombre qui se retrouve encore chez de nombreuses espèces de ce genre (voir ci-dessus). Deux hypothèses peuvent alors être avancées: la première implique une forme ancestrale dotée de 42 chromosomes dont de nombreux métacentriques, d'où un NF élevé, la seconde, un type primitif à 42 chromosomes acrocentriques. Pour les deux cas envisagés, la première étape évolutive consiste en la formation du trivalent sexuel.

Dans la première éventualité, les *«arcticus»* russes de type D présenteraient un caryotype relativement primitif comparé à ceux des *Sorex* de types A, B et C. Les étroites analogies relevées entre A, B et C seraient alors le résultat d'une évolution convergente due à des inversions péricentriques suivies d'un plus ou moins grand nombre de fusions centriques. Cette évolution symétrique impliquerait, soit une transformation du caryotype C postérieure à la réinstallation de formes américaines en Sibérie, soit la persistance d'un stock primitif en Asie centrale.

Cette proposition soulève plusieurs critiques. Tout d'abord, nous devons relever que les caryotypes des formes D sont très éloignés de ceux des *Sorex* à 2N = 42 mentionnés dans ce travail qui ont conservé des formules chromosomiques très voisines entre elles. Ces faits, ainsi que la présence d'inversions péricentriques chez les formes D actuelles, font douter de la valeur de cette hypothèse. D'autre part, les phénomènes d'évolution convergente dans des populations aussi éloignées géographiquement que A—B et C sont peu plausibles. Enfin, la persistance d'un stock primitif en Asie centrale n'est pas retenue dans le schéma évolutif proposé par HOFFMANN et PETERSON (1967).

Dans la seconde hypothèse, la population originelle à trivalent sexuel aurait présenté un caryotype très voisin de ceux des formes actuelles B à 2N élevé et C. La forme D, que l'on trouve aujourd'hui en contact avec le type B, aurait divergé principalement par des inversions péricentriques, transformant des acrocentriques en méta- ou submétacentriques. Parallèlement, des fusions centriques auraient eu lieu chez *S. araneus,* le phénomène étant de nos jours complet et stabilisé chez A alors qu'il est en cours de réalisation chez B. Le type C, isolé en Amérique du Nord, aurait conservé à peu de chose près le caryotype originel. Cette seconde hypothèse présente sur la première l'avantage de ne pas impliquer une évolution parallèle aux deux extrémités de l'aire de distribution du groupe *araneus-arcticus,* alors que les populations centrales conserveraient un caryotype plus stable. Toutefois, elle ne pourra être confirmée et développée qu'après l'étude chromosomique des formes de la toundra, réparties de part et d'autre du détroit de Behring, et par un plus riche matériel de Sibérie et d'Amérique du Nord.

D'une manière générale, nous ne possédons des données importantes que sur la distribution des formes européennes A et B. Contrairement au type B polymorphe, le type A, qui doit être issu d'une petite population isolée au cours de la glaciation würmienne dans le secteur sud-ouest de l'Europe, semble avoir conquis lentement du terrain vers le nord-est, arrivant en tout cas au bord de la Manche après rupture de l'isthme de Douvres, mais avant la séparation des îles anglo-normandes. Sa répartition actuelle en Suisse (Fig. 7) confirme cette hypothèse d'une progression récente, dépendante du climat, et donc marquée de flux et de reflux. En effet, alors que le type B se rencontre partout en altitude, et notamment sur les hauts sommets du Jura plissé et dans les Alpes, la forme A occupe la majeur partie du Plateau et la partie basse des vallées alpines.

Nous avons vu au cours de ce travail que les divers auteurs distinguent dans le groupe *araneus-arcticus* tel que nous l'avons défini de 2 à 5 espèces. Pour l'instant, il nous semble pour le moins hasardeux et prématuré d'attribuer un statut spécifique précis aux divers types analysés. En effet, aucune étude suffisante n'a encore été poursuivie sur les limites spécifiques, les barrières à la reproduction croisée et l'hybridation expérimentale de ces formes. De plus, les caractères morphologiques utilisés pour leur détermination sont parfois sujets à caution, dépendant souvent plus de conditions locales du milieu que de constantes spécifiques. Ainsi, par exemple, les critères proposés par Ott (1968) et Ott et Olert (1970) pour séparer les types A et B ne sont utilisables que dans une région limitée. Seule une étude étendue à l'ensemble de l'aire de distribution de ces formes permettra de nous apporter de nouvelles indications sur des différences déterminantes qui ne soient pas cytologiques. Il sera alors possible de rapporter le type A non pas à *S. gemellus* Ott, 1968, mais à *S. coronatus* Millet, 1828, qui a été décrit de Blou (Maine et Loire, France), en plein coeur de l'aire de répartition de cette forme et que Miller (1912), comme Ellerman et Morrison-Scott (1951), mettent en synonymie avec *S. araneus* L., 1758.

En attendant les résultats de nouvelles recherches, qui seules nous montreront si le groupe *araneus-arcticus* correspond à un sous-genre ou à une super-espèce et quel statut donner aux divers types qui le composent, nous suggérons de maintenir une dénomination provisoire par lettres en relation directe avec les caryotypes. Celle-ci sera remplacée progressivement par une nomenclature classique au fur et à mesure de la résolution des divers problèmes. Il faudra cependant toujours garder à l'esprit que ce groupe est en pleine évolution, comme nous le montrent les divers caryotypes de la forme B, et qu'une taxonomie trop rigide n'a que peu de chance d'être le reflet fidèle de la dynamique de cette diversification.

Résumé

Dans ce travail, quatre caryotypes connus de *Sorex* du groupe *araneus-arcticus* sont examinés, soit ceux de *S. araneus* type A *(S. gemellus)*, *S. araneus* type B, *S. arcticus* d'Amérique du Nord considéré comme type C et les formes *«arcticus»* de Sibérie réunies dans le type D *(S. sibiriensis* et *S. irkutensis)*.

1. Des mensurations des chromosomes relevées dans plusieurs populations du type B, caractérisé par un polymorphisme robertsonien, montrent un arrangement différent des bras autosomiques. L'évolution de ces caryotypes est donc fondée sur des fusions centriques. Une inversion péricentrique a également été mise en évidence.
2. La formule chromosomique de *S. arcticus* C est décrite. Le 2Na de cette espèce est égal à 26 avec un NFa de 34 et un trivalent sexuel identique à celui des deux types de *S. araneus*.
3. Les caryotypes des quatre formes considérées sont comparés. Ils montrent un trivalent sexuel analogue. Les bras autosomiques des types A, B et C sont étroitement apparentés, correspondant eux-mêmes aux élements méta-ou submétacentriques de D. Si ce sont surtout des fusions centriques différentes qui permettent de relier les types A, B et C, la forme D diverge essentiellement par des inversions péricentriques.
4. Il est proposé de limiter le groupe *araneus-arcticus* aux *Sorex* présentant un trivalent sexuel $X\text{-}Y_1Y_2$. Un schéma évolutif des caryotypes du groupe ainsi défini est proposé en relation avec l'hypothèse de Hoffmann et Peterson (1967). Dans l'attente d nouvelles données sur les relations phylétiques des représentants de ce groupe, il est suggéré de leur conserver une dénomination provisoire par des lettres.

Zusammenfassung

Die Chromosomen der Sorex-Gruppe araneus-arcticus

In der vorliegenden Arbeit werden vier Karyotypen, welche von *Sorex* aus der Gruppe *araneus-arcticus* bekannt sind, untersucht. Es sind dies diejenigen von *S. araneus* Typus A *(S. gemellus)*, *S. araneus* Typus B, *S. arcticus* aus Nordamerika, welcher als Typus C ange-

sehen wird, und die Formen *„arcticus“* aus Sibirien, welche im Typus D vereint sind *(S. sibiriensis* und *S. irkutensis).*

1. Chromosomenmessungen aus mehreren Populationen des Typus B, welcher durch einen Robertsonschen Polymorphismus charakterisiert ist, zeigen eine unterschiedliche Anordnung der autosomalen Arme. Die Entwicklung dieser Karyotypen stützt sich demnach auf zentrische Fusionen. Eine perizentrische Inversion konnte ebenfalls nachgewiesen werden.
2. Die Chromosomenformel von *S. arcticus* wird beschrieben. 2Na dieser Art beträgt 26 mit NFa 34. Sie weist ein Geschlechtstrivalent auf, welches mit dem der beiden Typen von *S. araneus* identisch ist.
3. Die Karyotypen der vier untersuchten Formen werden verglichen. Sie zeigen ein analoges Geschlechtstrivalent. Die autosomalen Arme der Typen A, B und C sind miteinander nahe verwandt und stimmen mit meta- und submetazentrischen Elementen von D überein. Während die Typen A, B und C hauptsächlich mit Hilfe verschiedener zentrischer Fusionen in Beziehung gebracht werden können, divergiert die Form D vor allem wegen perizentrischer Inversionen.
4. Es wird vorgeschlagen, die Gruppe *araneus-arcticus* auf diejenigen *Sorex* einzuschränken, welche ein Geschlechtstrivalent X-Y_1Y_2 aufweisen. Ein Evolutionsschema der auf diese Art definierten Gruppe wird in Beziehung mit der Hypothese von Hoffmann und Peterson (1967) vorgeschlagen. Es wird nahegelegt, für die Vertreter dieser Gruppe eine provisorische Bezeichnung mit Buchstaben beizubehalten, bis neue Unterlagen über ihre phyletischen Beziehungen vorliegen.

Summary

Chromosomes of Sorex group araneus-arcticus

Four known karyotypes of Sorex group araneus-arcticus are examined in this work, i. e. *S. araneus* type A *(S. gemellus), S. araneus* type B, *S. arcticus* from North America, considered as type C, and the “*arcticus*” forms from Siberia amalgamated in type D *(S. sibiriensis* and *S. irkutensis).*

1. Measurements of chromosomes taken in several populations of type B, which ist characterized by a Robertsonian polymorphism, show a different arrangement of the autosome arms. Consequently, the evolution of these karyotypes is based on centric fusions. A pericentric inversion has also been discovered.
2. The chromosome complement of *S. arcticus* C is described. The 2Na of this species is 26 with a NFa of 34, and the same sex trivalent is present as in the two types of *S. araneus.*
3. Karyotypes of the four considered forms are compared. They show the same sex trivalent. The autosome arms of types A, B, and C are closely related, corresponding to the meta- or submetacentric elements of D. If Types A, B and C are related mainly through centric fusions, form D diverges by pericentric inversions.
4. It is proposed to limit the group *araneus-arcticus* to the *Sorex* showing a sex trivalent X-Y_1Y_2. An evolutionary scheme of the karyotypes of the group thus definited is proposed in connection with the hypothesis of Hoffmann and Peterson (1967). Until new data become available on the phyletic relations of the representatives of this group, it is suggested that a provisional denomination with letters be kept.

Bibliographie

Bovey, R. (1949): Les chromosomes des Chiroptères et des Insectivores. Rev. suisse Zool. **56,** 371—460.

Brink, F. H. van den (1967): Guide des Mammifères sauvages de l’Europe occidentale. Neuchâtel: Delachaux & Niestlé.

Ellermann, J. R.; Morrison-Scott, T. C. S. (1971): Checklist of Palaearctic and Indian Mammals 1758 to 1946. London: British Museum.

Ford, C. E. (1964): Selection pressure in mammalian cell populations. In: Harris, R. J. C. (Ed.), Cytogenetics of Cells in Culture. Symp. Int. Soc. Cell Biol. **3,** 27—45. New York and London: Academic Press.

Ford, C. E.; Hamerton, J. L. (1970): Chromosome polymorphism in the common shrew, *Sorex araneus.* In: Berry ,R. J.; Southern, H. N. (Ed.): Variation in mammalian populations. Symp. zool. Soc. Lond. **26,** 223—236. New Jork and London: Academic Press.

Ford, C. E.; Hamerton, J. L.; Sharman, G. B. (1957): Chromosome polymorphism in the common shrew. Nature **180,** 392—393.

Fredga, K. (1968): Chromosomes of the masked shrew *(Sorex caecutiens* Laxmann). Hereditas **60,** 269—271.

— (1970): Unusual sex chromosome inheritance in mammals. Phil. Trans. Roy. Soc. Lond. B. **259**, 15—36.
Gropp, A.; Olert, J.; Maurizio, R. (1971): Robertsonian chromosomal polymorphism in the mouse *(M. musculus domesticus).* Experientia **27**, 1226—1227.
Halkka, O.; Skaren, U.; Halkka, L. (1970): The karyotypes of *Sorex isodon* Turov and *S. minutissimus* Zimm. Ann. Acad. Sci. fenn. A, Biologica **161**, 1—5.
Hall, E. R.; Kelson, K. R. (1959): The mammals of North America. **1**, New York: Ronald Press Co.
Hoffmann, R. S. (1971): Relationships of certain Holarctic shrews, genus *Sorex.* Z. Säugetierkunde **36**, 193—200.
Hoffmann, R.S.; Peterson, R.S. (1967): Systematics in zoogeography of *Sorex* in the Bering strait area. Syst. Zool. **16**, 127—136.
Koslovsky, A. I. (1969): Chromosome polymorphism in the common shrew, *Sorex araneus* L. from the Irkutsk vicinities. In: Vorontsov, N. N. (Ed.): The mammals (evolution, karyology, taxonomy, fauna), 10—11. Acad. Sc. USSR, Novosibirsk (en russe, résumé anglais).
— (1970): Chromosome polymorphism in Eastern-Siberian populations of the common shrew *Sorex araneus* L. Cytologia (Leningrad) **12**, 1459—1464 (en russe, résumé anglais).
— (1971): Karyotypes and systematics of some populations of shrews usually classed with *Sorex arcticus* (insectivora, Soricidae). Zool. Zh. (Moscou) **50**, 756—762 (en russe résumé anglais).
Koslovsky, A. I.; Orlov, V. N. (1971): Caryological evidence for species independance of *Sorex isodon* Turov (Soricidae, Insectivora). Zool. Zh. (Moscou) **50**, 1056—1062 (en russe, résumé anglais).
Matthey, R. (1969): Les chromosomes et l'évolution chromosomique des Mammifères. In: Grassé, P. P.: Traité de Zoologie, **16**, Fasc. 6, 855—909, 999—1004. Paris: Masson.
Meylan, A. (1964): Le polymorphisme chromosomique de *Sorex araneus* L. (Mamm. — Insectivora). Rev. suisse Zool. **71**, 903—983.
— (1965): Répartition géographique des races chromosomiques de *Sorex araneus* L. en Europe (Mamm. — Insectivora). Rev. suisse Zool. **72**, 636—646.
— (1967): Formules chromosomiques et polymorphisme robertsonien chez *Blarina brevicauda* (Say) (Mammalia: Insectivora). Can. J. Zool. **45**, 1119—1127.
— (1968): Formules chromosomiques de quelques petits mammifères nord-américains. Rev. suisse Zool. **75**, 691—696.
Miller, G. S. (1912): Catalogue of the mammals of Western Europe (Europe exclusive of Russia). London: British Museum.
Orlov, V. N.; Alenin, V. P. (1968): Karyotypes of some species of shrews of the genus *Sorex* (Insectivora, Soricidae). Zool. Zh. (Moscou) **47**, 1071—1074 (en russe, résumé anglais).
Orlov, V. N.; Koslovsky, A. I. (1969): The chromosome complements of two geographically distant populations and their position in the general system of chromosomal polymorphism in the common shrew, *Sorex araneus* L. (Soricidae, Insectivora, Mammalia). Cytologia (Leningrad) **11**, 1129—1136 (en russe, résumé anglais).
— (1971): Revue des formules chromosomiques des musaraignes du genre *Sorex.* Vestn. Mosk. Univ. **2**, 12—16 (en russe).
Ott, J. (1968): Nachweis natürlicher reproduktiver Isolation zwischen *Sorex gemellus* sp. n. und *Sorex araneus* Linnaeus, 1758 in der Schweiz. (Mammalia, Insectivora). Rev. suisse Zool. **75**, 53—75.
Ott, J.; Olert, J. (1970): Färbungsunterschiede zwischen *Sorex araneus* Linnaeus, 1758 und *Sorex gemellus* Ott, 1968 (Mammalia, Insectivora). Rev. suisse Zool. **77**, 283—291.
Sharman, G. B. (1956): Chromosomes of the common shrew. Nature **177**, 941—942.
Skaren, U.; Halkka, O. (1966): The karyotype of *Sorex caecutiens* Laxmann. Hereditas **54**, 376—378.
Takagi, N.; Fujimaki, Y. (1966): Chromosomes of *Sorex shinto saevus* Thomas and *Sorex unguiculatus* Dobson. Japan. J. Genetics **41**, 109—113.
Tettenborn, U.; Gropp, A. (1970): Meiotic nondisjunction in mice and mouse hybrids. Cytogenetics **9**, 272—283.
Youdin, B. S. (1971): Insectivorous mammals of Siberia (key). Novosibirsk: Nauka.

Adresse des auteurs: Dr. A. Meylan et J. Hausser, Service de Zoologie des Vertébrés, Station fédérale de Recherches agronomiques, CH - 1260 Nyon

Chromosomal Findings in the Spiny Mice of Thailand (Genus *Mus*) and Occurrence of a Complex Intraspecific Variation in *M. shortridgei*[1]

By A. Gropp, J. Marshall and A. Markvong

Institute of Pathology of the Medizinischen Akademie, Lübeck, and SEATO Medical Research Laboratory, Bangkok

Receipt of Ms. 7. 12. 1972

I. Introduction

The spiny mice of Thailand, *Mus shortridgei* and *Mus pahari*, possess 46 to 49 chromosomes in wild populations sampled by us. Such karyotypes differ so radically from those with 40 telocentric chromosomes invariably found in the native ochraceous-bellied house mouse *(Mus musculus castaneus)* and its allies in Thailand *(Mus cookii, Mus caroli* and *Mus cervicolor)* that it seems desirable to document the diploid karyology of *Mus shortridgei* and *Mus pahari* as well as the occurrence of intraspecific chromosomal polymorphism in one of these species (work of A. Gropp and A. Markvong) and to examine the relationship that *Mus shortridgei* and *M. pahari* bear to *M. musculus* (taxonomic study of J. Marshall).

II. Method

Chromosome spreads have been prepared from bone marrow cells taken from the femur of the animals which had been injected with 0,5 % colchicine solution in the amount of 0,003 ml/g body weight 1 to 3 hours preceding sacrifice. Hypotonic treatment (1,0 % aqueous sodium citrate) of the cells for 15 minutes, including time spent in expelling the cells from the femur with a stream of hypotonic solution and the five minutes of centrifugation, was followed by fixation in freshly made 3 parts methanol with 1 part glacial acetic acid, and by 2 to 3 repeated centrifugings and resuspensions in additional fixative. Spreading on dry slides and air-drying as well as staining in orcein or Giemsa solution were done according to usual techniques. In conducting the research described in this report, the investigators adhered to the „Guide for Laboratory Animal Facilities and Care", as promulgated by the Committee on the Guide for Laboratory Animal Resources, National Academy of Sciences — National Research Council.

III. Survey of the genus Mus and taxonomy of the mice whose karyology is discussed

All the mice discussed or mentioned herein share these unique attributes of the genus *Mus:* the length of the first upper molar is more than half the toothrow, there is no postero-internal cusp on this tooth, the plantar pad is small and round, and there are peculiar fenestrations in the side of the cranium, at least in the young. The latter include a prelambdoidal fenestra flanked by a slender paraoccipital process. The anterolateral corner of the parietal bone of the genus *Mus* projects forward in a point.

[1] Dedicated to Professor Sajiro Makino, University of Sapporo, Japan.

Z. Säugetierkunde 38 (1973) 159—168

ASTM-Coden: ZSAEA 7

Table 1

	Field no.	Captured, locality	Date	Sex	Number of chromosomes: acro-centric	subtelo-centric	metacentric medium (size)	metacentric small (size)	Total	F.-N. (funda-mental no.)	Museum where preserved
1	196	Mae Klang Chomtong, Chiangmai Prov.	June 1970	♂	44		2		46	48	ASRCT
2	6872	Sakaerat, Paktongchai, Khorat Province	Sept. 1971	♂	44		2		46	48	MAK
3	6861	„	June 1971	♂	44	1	1		46	48	MAK
4	6908	„	Sept. 1971	♀	44	1	1		46	48	MAK
5	155	„	Sept. 1969	♂	44		2	1	47	50	ASRCT
6	163	„	Sept. 1969	♀	44		2	1	47	50	ASRCT
7	6862	„	Sept. 1971	♂	44		2	1	47	50	MAK
8	170	„	Sept. 1969	♀	44	1	1	2	48	52	ASRCT
9	6905	„	Sept. 1971	♂	44	2	1	1	48	52	AMNH
10	6885	„	Sept. 1971	♂	45	1	1	1	48	51	AMNH
11	6884	„	Sept. 1971	♀	46	1	1	1	49	52	MAK

AMNH = Am. Mus. Nat. Hist., New York; ASRCT = Appl. Science Res. Corp. Thailand, Centre f. Thai. Nat. Ref. Coll. Bangkhen; MAK = Mus. Alex. Koenig, Bonn.

Table 2

Field no.		Date captured	Sex	Number of chromosomes acrocentric	total	Museum where preserved
1	201	June 1970	♂	48	46	ASRCT
2	264	Oct. 1971	♀	48	48	MAK
3	232	litter of no 264, born Nov. 1971	♂	48	48	MNHN
4	233		♀	48	48	MAK
5	262		♂	48	48	MVZ
6	263		♂	48	48	MAK
7	6891	Nov. 1971	♂	48	48	BMNH
8	6906	Oct. 1971	♂	48	48	AMNH
9	—	F_1 of 264	♂	48	48	—
10	—	F_3 of 264	♂	48	48	—

BMNH = British Museum (Natural History); MNHN = Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris; MVZ = Museum of Vertebrate Zoology, Berkeley.

There are 4 groups of species, herein called subgenera, in the genus *Mus.* First (1) is the subgenus *Leggadilla* to which *Mus shortridgei* belongs, along with the Indian species *M. saxicola, M. platythrix* and *M. phillipsi.* These mice are mostly spiny and they are rat-like in possessing supraorbital ridges for the attachment of the masticatory muscles. Second (2) is the shrewlike subgenus *Coelomys* with small eyes, long nose, and broad interorbital region. Species belonging to it are *M. pahari, Mus mayori, M. famulus, M. crociduroides,* and *M. vulcani.* The third (3) subgenus is *Mus,* usually with 40 telocentric chromosomes, without skull ridges or broad frontal bones, with long incisive foramina, and capable of living with man, either in the house or in the ricefield. Species in the subgenus *Mus* are *Mus cookii, M. nagarum, M. fulvidiventris, M. booduga, M. caroli, M. cervicolor,* and *M. musculus.* In Africa is a fourth (4) subgenus of pigmy mice *("Leggada")* with numerous species, whose chromosomes have been studied *in extenso* by Matthey (1963—1970) and Jotterand (1972).

Mus musculus is specialized in its capacity for commensalism, its short nose and diminutive teeth. *Mus shortridgei* and *Mus pahari* are about equally removed structurally and behaviorally from *M. musculus.* The degree of interrelationship of these three species could be represented as the three apices of an equilateral triangle.

IV. Results

1. *Mus (Leggadilla) shortridgei*

As shown in table 1, eleven individuals of *M. shortridgei* representing two different populations from decidous dipterocarp forest have been examined. One animal is from near the Mae Klang waterfall, Chomtong District, Chiangmai Province, the others were trapped at Sakaerat Research Station, Paktongchai District, Korat Province, Thailand. The diploid chromosome number varied among the individuals, ranging from 2n = 46 to 2n = 49.

2n = 46: Four of the eleven individuals had 46 chromosomes, all with a series of 44 acrocentrics of decreasing size and including a larger X and a very small Y-chromosome. The two other chromosomes were either represented by a presumably homozygous pair of medium sized metacentrics (Table 1, Fig. 1 and 2c) or by only

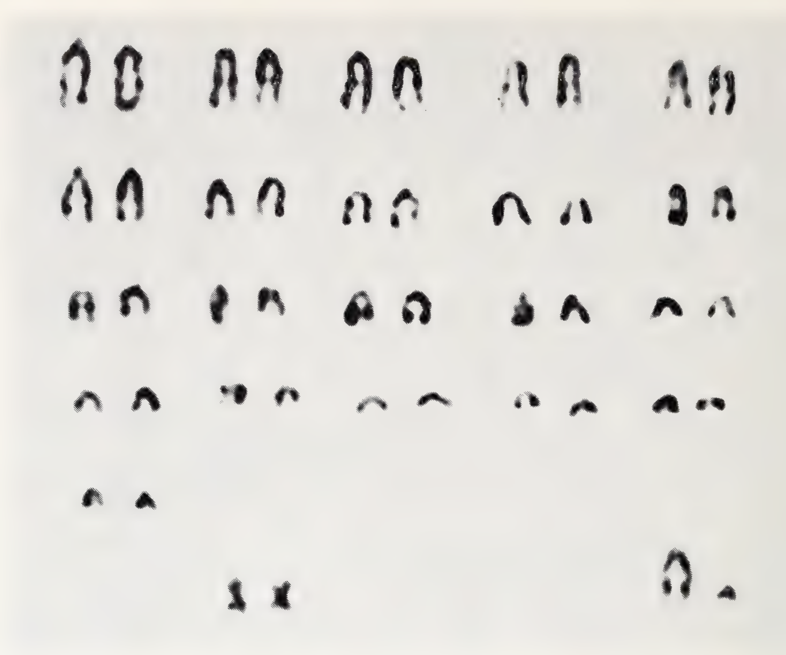


Fig. 1. Male *M. shortridgei* (no. 2, Table 1). Karyotype with a diploid number of 46 including a pair of medium sized metacentrics

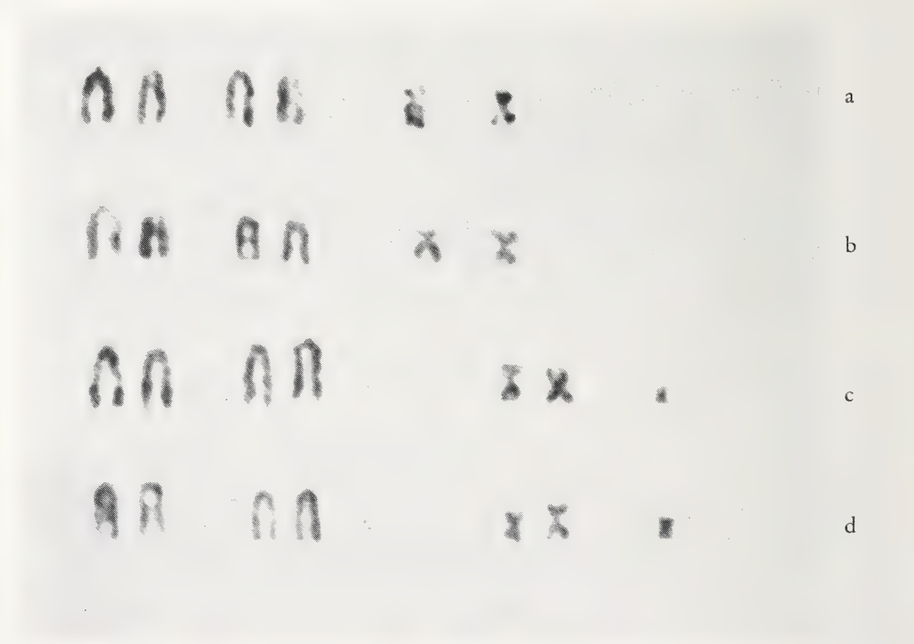


Fig. 2 a—d. M. shortridgei. Selected chromosomes of karyotypes of specimens with 2 n = 46 (a = no. 2; b = no. 3; Table 1) and with 2 n = 47 (c = no. 5; d = no. 6; Table 1). Represented are the two largest autosomes, the subtelocentric chromosome, the medium and small sized metacentric

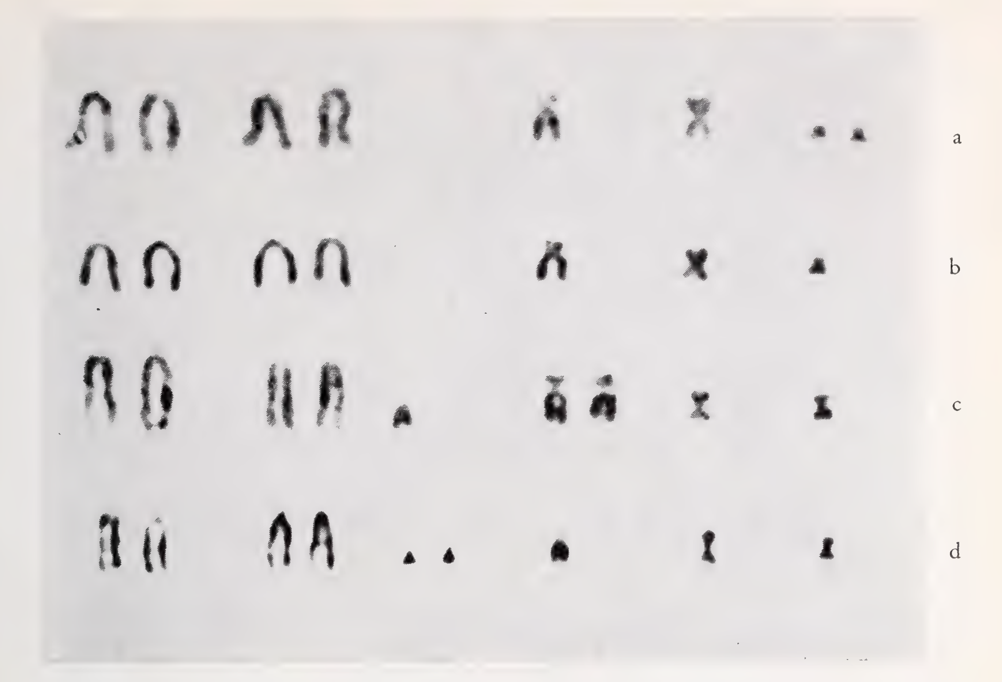


Fig. 3 a—d. M. shortridgei. Selected chromosomes of karyotypes with 2 n = 48 (a = no. 8; b = no. 10; c = no. 9; Table 1) and 2 n = 49 (d = no. 11; Table 1). The same types of chromosomes as in *Fig. 2* are respresented

one metacentric of this size and a slightly larger subtelocentric (Fig. 2a and b). Irrespective of that difference, the F. N. (= Fundamental number of chromosome arms) was 48 in all four cases.

2n = 47: The karyotype of all three animals (2 males and 1 female) with 47 chromosomes resembled closely that of the animals with 46 chromosomes and paired medium-sized metacentrics, except for the presence of an additional minute metacentric (Table 1, Fig. 2d and e). The F. N. of these animals was therefore 48 plus the two arms of the minute extra chromosome = 50.

2n = 48: This group of three animals (among 11) is heterogenous (Table 1, Fig. 3 a—c). Two animals had 44 acrocentrics, one other had 45 acrocentrics. Probably, the additional acrocentric is one of the smallest of that series (Fig. 3 c). Besides that, the three karyotypes vary mainly in respect to the presence and the zygosity of the subtelocentric and of the two different medium sized and minute metacentric chromosomes. The F. N. attained in this group is 48 to 50 plus the arms of minute extra-chromosomes = 51 to 52.

2n = 49: The karyotype of the single animal with the diploid chromosome number of 49 resembled closely to that of specimen no. 10 (2n = 48), except that there was one more acrocentric, most probably a very small one (Fig. 3 d).

2. *Mus (Coelomys) pahari gairdneri*

The 10 specimens examined (Table 2) represent members of a population at the edge of evergreen rain forest on the shoulder of Doi Inthanon, Chomtong District, Chiang-mai Province. They uniformly possess a karyotype of 48 acrocentric chromosomes



Fig. 4a. Male *M. pahari* (no. 9; Table 2) karyotype, 2 n = 48

(Fig. 4 a). The X chromosome is supposedly one of the large elements. The Y chromosome belongs to the smaller acrocentrics but is possibly not the smallest. Evidence for this assumption is provided by the size of the Y chromosome in the end-to-end associated X-Y-bivalent in meiosis I (Fig. 4 b).

V. Karyotypes of other species in the subgenera *Leggadilla* and *Coelomys*

a. *Leggadilla.* The karyotype of *Mus saxicola gurkha* has been given preliminary notice by Pathak (1970) under the name *Mus platythrix.* There are 22 chromosomes, most of them acrocentric including the Y, which is not however the smallest acrocentric. The largest autosomal pair is metacentric. The next largest, which is much smaller than the first, is a subtelocentric pair. The X chromosome is a subtelocentric of medium size. Pathak (1970) found the same karyotype in the two males and one female studied from Nahan, that were amongst a collection of mice trapped by the Arbovirus Research Centre, Poona, India, numbered SM 1527, SM 1528, SM 1592 and SM 1593. In response to enquiries (Marshall) concerning the identity of these mice whose karyotype contrasts so much with *Mus shortridgei,* Dr. V. Dhanda of the Poona laboratory kindly sent us two specimens collected in the same region and time as the above, which he stated to have the same morphological characteristics (Arbovirus Research Centre specimens numbers SM 1521 from Simla and SM 1588 from Nahan). They belong to the soft-furred subspecies *(gurkha)* of the species characterized by four pairs of anterior mammae and large anterior accessory cusp on the first upper molar, that should be designated as *Mus saxicola.*

Karyotypes of true *Mus platythrix* (with three anterior pairs of mammae and no accessory cusp) and spiny *M. saxicola saxicola* are being reported by Dr. Dhanda and his colleagues in a forthcoming publication. Their discovery that two species of *Leggadilla* occurred in the vicinity of Poona resulted from noting that each was parasitized by a different species of the louse, *Hoplopleura.* Sympatry at Poona is the first concrete evidence that the currently used

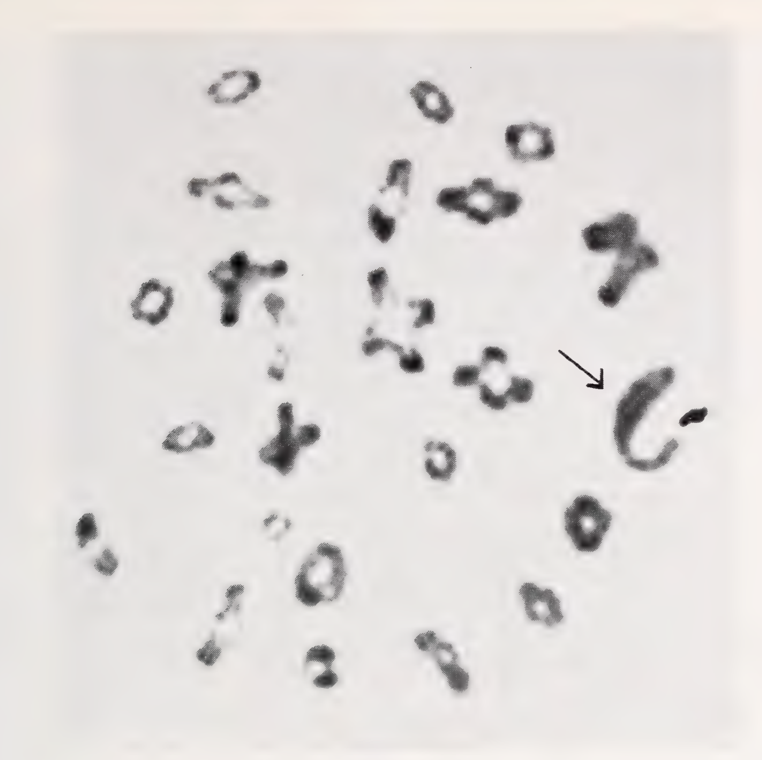


Fig. 4b. Male *M. pahari.* (no. 9; Table 2) Late diakinesis of spermatocyte I. → XY-bivalent

taxonomy of Ellerman (1947) is incorrect in assigning all forms of *Leggadilla* to the single species *M. platythrix.*

b. *Coelomys.* As to karyotypes of other species in the subgenus *Coelomys,* luck has been against our efforts to bring the mice alive down the mountains of Java *(M. vulcani).* The related *Mus famulus* of the Nilgiri Hills, Southern India, should be a prime target for chromosome study because of some peculiar skull characteristics suggestive of the subgenus *Mus.*

VI. Conclusions

While in the genus *Mus* the chromosomal constitution has been intensively studied in many species and local forms of the two subgenera *Mus* and "*Leggada*" (African pigmy mice), it is the objective of this report to present the cytogenetic findings in members of the two Asiatic subgenera *Leggadilla* and *Coelomys.* So far, the only notice on the karyotype of a species belonging to one of these groups is that of Pathak (1970) who described an odd karyotype of 2n = 22 in a small sample of animals identified by him as *M. plathythrix,* but apparently representing *M. saxicola gurkha.*

Undoubtedly, the karyotype patterns found in *M. pahari* (2n = 48; N. F. = 48) and in *M. shortridgei* (2n = 46–49; N. F. = 48–52) are different from those known in the subgenus *Mus* and in the African pigmy mice. A chromosome complement of 40 acrocentrics is common to most species or local forms of the subgenus *Mus* so far studied *(M. cooki, M. cervicolor, M. caroli, M. musculus).* Only in some predominantly alpine Swiss and Italian areas, lower diploid chromosome numbers resulting from Robertsonian changes have been found to occur in feral populations of *M.*

musculus (GROPP et al. 1970, 1972). There is, however, a remarkable constancy of the F. N. = 40 in the entire subgenus. Similarly, the F. N. is constantly 36 in the numerous local forms of the African pigmy mice, though their diploid chromosome number may vary within a „Robertsonian fan" between 2n = 18 and 34 (MATTHEY 1970). The karyotypes of the three Asiatic species of *Leggadilla* and *Coelomys* known at present (PATHAK 1970; this report) differ strikingly from those patterns.

While the karyotype was shown to be invariably 2n = 48 in the sample of *M. pahari* described in the present report, a surprisingly extensive interindividual chromosomal variation has been shown to characterize the specimens of *M. shortridgei*. Although ten animals were captured in the same area, albeit at different time intervals, they displayed a variation of the chromosome number (2n = 46—49) together with additional structural heterozygosity of certain chromosomes. Thus, altogether seven different karyotypes could be observed in this small group of specimens of *M. shortridgei*. The basic complement (Table 1, no. 1 to 4) seems to be 44 acrocentrics and 2 medium sized subtelocentric or metacentric chromosomes that are either doubly heterozygous or homozygous for one type. This pattern is modified by the addition of one or two minute metacentrics (Table 1, no. 5 to 8) in animals with 47 and 48 chromosomes. Besides that, the findings in animals with 48 and 49 chromosomes (no. 9 to 11; Table 1) provide evidence for a tendency of each of the medium-sized subtelocentric or metacentrics to be homozygous, and also for the occurrence of a further extra chromosome belonging to the series of acrocentrics, most probably a very small one. These observations lend support to the assumption of a complex type of intraspecific chromosome polymorphism involving pericentric inversion and supernumerary chromosomes.

Both mechanisms of karyotype variation are well known in rodents, though less frequent than Robertsonian centric fusion. Thus, pericentric inversion has been shown to occur in pocket gophers (BERRY and BAKER 1971) in *Permoyscus* (HSU and ARRIGHI 1968; HSU and MEAD 1969, TE and DAWSON 1971), in mole rats (SOLDATOVIC et al. 1967; WAHRMAN et al. 1969), but not in *Mus*, except one single observation of MATTHEY (1964) in *Mus (Leggada) minutoides*. Extra (supernumerary) chromosomes, so far reported only in few instances in mammals, have been described in Asiatic subspecies of *Rattus rattus* (GROPP et al. 1970; PATHAK 1971; YONG and DHALIWAL 1972; WAHRMAN and GOUREVITZ 1972), but not yet in the genus *Mus*. *M. shortridgei* can therefore be considered as a model species displaying a combination of different types of chromosomal changes otherwise not known, or at least not represented to this extent in the genus *Mus*. It is to be expected that with the sudy of more specimens from other geographic areas, additional variations may be found. Thus, with the special karyotypes present in the samples studied in this report (Table 1), the existence of animals with diploid chromosome numbers of 2n = 50 to 52 can be predicted.

The findings in *M. shortridgei* together with the observation of PATHAK (1970) of a karyotype with a diploid chromosome number of 22 including a pair of large metacentrics in *M. saxicola gurkha* are in favour of the assumption that the subgenus *Leggadilla* of *Mus* displays a high degree of chromosome variation and of evolutionary karyotype diversification. The striking chromosome differences between *M. saxicola* and *M. shortridgei* underline the necessity of clarifying the equivocal taxonomy and the hitherto obscure relationships in this subgenus.

Summary

The karyotypes of *M. shortridgei* and *M. pahari* belonging to the subgenus *Leggadilla* and *Coelomys* respectively, differ radically from those of most members of the genus *Mus*. A complex and mixed type of intraspecific polymorphism is responsible for a numerical and

structural variation of the chromosomal complement of *M. shortridgei* (2n = 46—49; N.F. = 48—52), but the occurrence of supernumerary autosomes seems to be the most prominent feature besides pericentric inversion. — On the contrary, *M. pahari*, as revealed by the study of a limited number of specimens belonging to one colony, was shown to possess a stable karyotype with 48 acrocentric chromosomes.

Zusammenfassung

Chromosomenbefunde an Stachelmäusen aus Thailand (Genus Mus) und Beobachtungen eines intraspezifischen Polymorphismus bei M. shortridgei

Aus den Subgenera *Leggadilla* und *Coelomys* wurden *M. pahari* und *M. shortridgei* cytogenetisch untersucht. Ihr Karyotyp weicht von den meisten übrigen Arten des Genus *Mus* deutlich ab. *M. pahari* besitzt 48 acrocentrische Chromosomen. *M. shortridgei* weist einen komplexen intraspezifischen Polymorphismus mit interindividuellen Variationen der Chromosomenzahl von 46 bis 49 (N.F. = 48—52) auf. Dabei spielen pericentrische Inversionen und das Vorkommen überzähliger (Extra-, B-)Autosomen eine Rolle.

Acknowledgements

We thank Mr. Vandee Nongngork for trapping most of the mice, dissecting out the femora, and preparing the voucher specimens for museum preservation. Dr. Aroon Santadusit, Professor of Anatomy, kindly provided laboratory facilities at Chiangmai. Mrs. Margarete Bückig prepared the majority of the photomicrographs. We thank the curators of the Arbovirus Research Centre, American Museum of Natural History, and Field Museum for loaning specimens which clarified the relationships of species in the subgenera treated here. The contribution of A. G. has been made possible by a travel grant of the Deutsche Forschungsgemeinschaft (77/415/70).

References

Berry, D. L.; Baker, R. J. (1971): Apparent convergence of karyotypes in two species of pocket gophers of the genus *Thomomys* (Mammalia, Rodentia). Cytogenetics **10**, 1—9.

Ellerman, J. R. (1947): A key to the Rodentia inhabiting India, Ceylon and Burma, based on collections in the British Museum. J. Mammalogy **28**, 357—387.

Gropp, A.; Tettenborn, U.; v. Lehmann, E. (1970): Chromosomenvariation vom Robertsonschen Typus bei der Tabakmaus, *M. poschiavinus*, und ihren Hybriden. Cytogenetics **9**, 9—23.

Gropp, A.; Marshall, J.; Flatz, G.; Olbrich, M.; Manyanondha, K.; Santadusit, A. (1970): Chromosomenpolymorphismus durch überzählige Autosomen. Beobachtungen an der Hausratte *(Rattus rattus)*. Z. Säugetierkunde **35**, 363—371.

Gropp, A.; Winking, H.; Zech, L.; Müller, Hj. (1972): Robertsonian chromosomal variation and identification of metacentric chromosomes in feral mice. Chromosoma **39**, 265—288.

Hsu, T. C.; Arrighi, F. (1968): Chromosomes of *Peromyscus* (Rodentia, Cricetidae). I. Evolutionary trends in 20 species. Cytogenetics **7**, 417—446.

Hsu, T. C.; Mead. R. A. (1969): Mechanisms of chromosomal changes in mammalian speciation. Comparative Mammalian Cytogenetics. Ed. by K. Benirschke. 8—17. New York: Springer.

Jotterand, M. (1972): Le polymorphisme chromosomique des *Mus (Leggada)* africains. Cytogénétique, zoogéographie, évolution. Rev. Suisse Zool. **79**, 287—359.

Marshall, J. T., jr.: Preliminary key to Eurasian species of *Mus* (Rodentia, Muridae). Amer. Mus Novitates. In press.

Matthey, R. (1963): Cytologie comparée et polymorphisme chromosomique chez des Mus africains appartenant aux groupes *bufotriton minutoides* (Mammalia, Rodentia). Cytogenetics **2**, 290—322

— (1966): Le polymorphisme chromosomique des Mus africains du sous-genre *Leggada*. Révision générale portant sur l'analyse de 213 individus. Rev. Suisse Zool., **73**, 385—607.

— (1967): Cytogénétique des Leggadas: (1) La formule chromosomique de *Mus (Leggada) bufo* Th., (2) Nouvelles données sur la délétion portant sur le bras court d'un X chez *Mus (Leggada) triton* Th. Experientia **23**, 133.

— (1967): Cytogénétique de *Mus (Leggada) minutoides/musculoides* Temm. et des formes voisines. Etude d'une population de Côte d'Ivoire. Arch. J. Klaus Stift. **42**, 21—30.

— (1970): L' "éventail robertsonien" chez les *Mus (Leggada)* africains du groupe *minutoides/musculoides*. Rev. Suisse Zool. **77**, 625—629.

Pathak, S. (1970): The karyotype of *Mus platythrix* Bennett (1832), a favourable mammal for cytogenetic investigation. Mammal. Chrom. Newsletter **11**, 105.
— (1971): A new type of intrasubspecific chromosome polymorphism in *Rattus rattus brunneusculus* (Hodgson) collected from Nepal. Mammal. Chrom. Newsletter **12**, 92.
Soldatovič, B.; Garzičič, B.; Živkovič, S. (1967): Chromosome analysis of *Spalax leucodon.* Caryologia **19**, 261—265.
Te, G. A.; Dawson, W. D. (1971): Chromosomal polymorphism in *Peromyscus polionotus.* Cytogenetics **10**, 225—234.
Wahrman, J.; Goitein, R.; Nevo, E. (1969): Geographic variation of chromosome forms in *Spalax,* a subterranean mammal of restricted mobility. Comp. Mammal, Cytogenetics, Ed. by K. Benirschke. New York: Springer.
Wahrman, J.; Gourevitz, P. (1972): The chromosome biology of the 2n = 38 black rat, Rattus rattus. Jerusalem Chrom. Conf., Heredity, Suppl.: Chromosomes Today. (In press.).
Yong, H. S.; Dhaliwal, S. S. (1972): Supernumery (B-)chromosomes in the Malayan house rat, *Rattus rattus diardii* (Rodentia, Muridae). Chromosoma **36**, 256—262.

Authors' address: Prof. Dr. med. A. Gropp, Institut für Pathologie der Medizinischen Akademie Lübeck, 2400 Lübeck, Kronsforder Allee 71—73.
J. Marshall and A. Markvong, Seato Medical Research Laboratory, School of Public Health, Bangkok (Thailand).

Cytogenetische Analyse der Farbvererbung bei der Tabakmaus (*Mus poschiavinus* Fatio, 1869)[1]

Von Andreas Radbruch

Aus der Abteilung für Kinderpathologie am Pathologischen Institut der Universität Bonn
Leiter: Prof. Dr. A. Gropp

Eingang des Ms. 20. 10. 1972

Die Tabakmaus *(Mus poschiavinus* Fatio, 1869) ist bisher nur für das Puschlavtal nachgewiesen (Fatio 1869; V. Lehmann 1968; Gropp und Mitarb. 1970). Sie ist wesentlich dunkler gefärbt als andere Hausmäuse. Sie ist durch einen insofern abweichenden Karyotyp ausgezeichnet, als sie gegenüber einem Chromosomensatz mit 20 Paaren akrozentrischer Chromosomen, wie er sich bei der Haus- und Laboratoriumsmaus findet, 6 Paar akrozentrischer und 7 Paar metazentrischer Chromosomen besitzt. Allerdings ändert sich die Grundzahl der Chromosomenarme N. F. = 40 (Nombre fondamental; Matthey 1949) nicht. Das deutet darauf hin, daß die metazentrischen Chromosomen der Tabakmaus durch eine Robertsonsche Chromosomenvariation entstanden sind (Gropp u. Mitarb. 1970). Durch Chromosomenuntersuchungen an rückgezüchteten Hybriden wurde versucht, die Frage zu beantworten, ob das für die Fellverdunkelung verantwortliche Gen auf einem metazentrischen oder einem akrozentrischen Chromosom lokalisiert ist.

Tabakmäuse wurden von Prof. v. Lehmann u. a. mit Hausmäusen der Färbung „black and tan" (*Mus musculus domesticus* Rutty, 1772) verpaart und die F_1-Hybri-

[1] Herrn Prof. Dr. E. von Lehmann zum 60. Geburtstag in Dankbarkeit zugeeignet.

Z. Säugetierkunde 38 (1973) 168—172

ASTM-Coden: ZSAEA 7



Abb. 1. Felle von einem „hellen“ RF_2-Tier (Nr. 509), einer Tabakmaus und einem „dunklen“ RF_2-Tier *(von l. nach r.)*. Die Aufhellung wirkt sich besonders auf die Flanken der hellen Tiere aus.

den auf Tabakmäuse zurückgekreuzt. Von den RF_2-Tieren und weiteren Kreuzungen inter se wurden Chromosomenpräparate angefertigt, die Felle präpariert und im Museum Koenig katalogisiert. Der Phänotyp wurde nach den Kategorien „hell“ und „dunkel“ eingeteilt, wobei „dunkel“ die Fellfarbe der Tabakmaus (zumindest annähernd), „hell“ die Färbung aller helleren Tiere bezeichnet. Drei Felle, die dieses Einstufungsprinzip verdeutlichen, sind in Abb. 1 dargestellt.

Für die cytogenetische Untersuchung wurden zur Gewinnung von somatischen Metaphasen Knochenmarkpräparate hergestellt. Zur Erfassung von Homo- oder Heterozygotie der metazentrischen Chromosomen wurden außerdem Meiosepräparationen nach der Methode von Evans (1964) zur Analyse von Diakinesen/Metaphasen I angefertigt.

Die Fellfarbe der F_1-Tiere variierte stark (v. Lehmann und Radbruch 1972). Die 59 RF_2-Tiere dagegen spalten in 27 helle und 32 dunkle Tiere auf. Diese Ergebnisse ließen auf einen von der Aguti-Serie unabhängigen und über Aguti epistatischen Verdunkelungsfaktor schließen, der homozygot die typische Tabakmausfärbung bewirkt. Ein möglicher Zusammenhang der Tabakmauskriterien (Karyotypbesonderheit und Fellfärbung) wäre die Lokalisierung dieses Gens auf den metazentrischen Chromosomen.

Die Chromosomenanalyse wurde an 4 F_1-Tieren, 19 RF_2- und 5 (RF_2 mal RF_2)-

Anzahl und Verteilung der metazentrischen Chromosomen in bezug auf die Fellfarbe bei einigen der untersuchten Tiere

Nr.	Geschl.	Anzahl der metazentr. Chromosomen	Anzahl der Ringbivalente	Nr. des metazentr. Chromosoms 1	2	3	4	5	6	7
a Helle Tiere										
462	männl.	11	4	+	+		+	+		
509	„	14	7	+	+	+	+	+	+	+
538	„	12	5	+	+	+		+	+	
554	„	10	3		+				+	+
623	weibl.	14	7	+	+	+	+	+	+	+
525	männl.	10	3			+		+		+
535	„	10	3	+		+				+
583	„	10	4	+		+		+	+	
Anzahl d. Tiere, die ein best. Paar metaz. Chromosomen homolog besitzen:				6	5	6	3	6	5	5
b Dunkle Tiere										
463	männl.	13	6	+	+	+	+		+	+
466	„	9	2	+		+				
544	„	11	4	+	+	+			+	
545	„	12	5	+	+		+	+	+	
574	weibl.	12	5	+	+	+		+		+
514	männl.	7	1			+				
584	„	9	2				+	+		
Anzahl d. Tiere, die ein best. Paar metaz. Chromosomen homolog besitzen:				5	4	5	3	3	3	2

c	Durchschnittl. Anzahl von metazentr. Chromosomen	Durchschnittliche Anzahl von Ringbivalenten (Paaren)
14 helle Tiere	10—11 (10,7)	3—4 (3,8)
10 dunkle Tiere	10—11 (10,6)	3—4 (3,7)

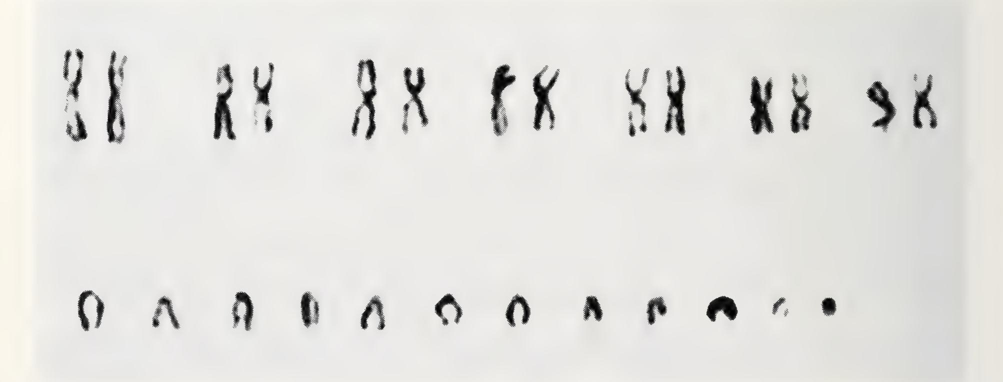


Abb. 2. Karyotyp von Tier Nr. 509, einem hellen Tier mit 14 metazentrischen Chromosomen, wie die Tabakmaus

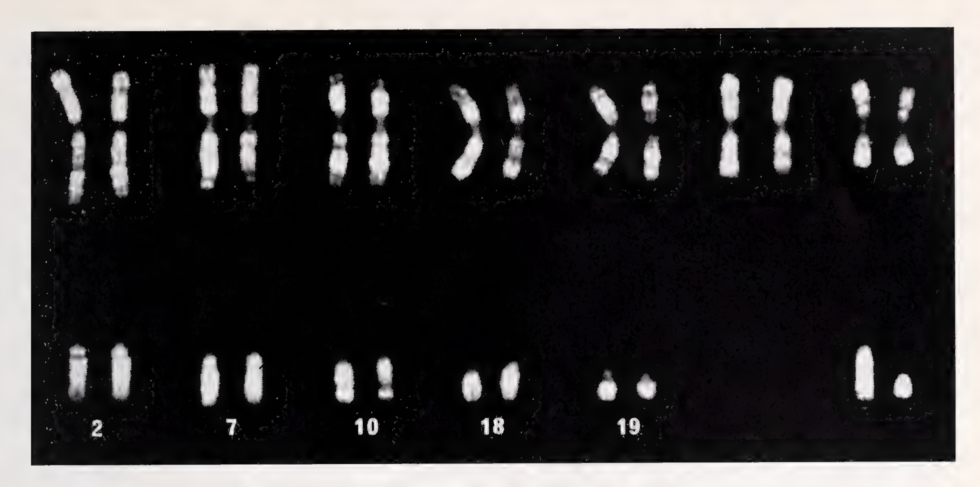


Abb. 3. Bandenmuster bei den Chromosomen der Tabakmaus, *M. poschiavinus*, nach der Fluoreszenzmethode (Zech und Mitarb. 1972). Die Chromosomen 2, 7, 10, 18, 19 sind die möglichen Träger des Verdunkelungsgens. (Ich danke Prof. Dr. A. Gropp für die freundliche Überlassung dieses Photos.)

Tieren durchgeführt. Die Tabelle gibt Auskunft darüber, bei wie vielen der untersuchten Tiere die einzelnen metazentrischen Chromosomen vorkommen. Ihre Zahl und Kombination ändert sich bei konstanter Armzahl (N.F. = 40) innerhalb der Robertsonschen Chromosomenvariation. Homologe Paare metazentrischer Chromosomen stellen sich in der meiotischen Diakinese als Ringbivalente dar. Es gibt keinen Fall, in dem ein bestimmtes Paar metazentrischer Chromosomen nur bei dunklen, nicht aber bei hellen Tieren auftritt. Außerdem haben die dunklen Tiere durchschnittlich etwa ebensoviele metazentrische Chromosomen und Ringbivalente wie die hellen Tiere. Diese Befunde sprechen dagegen, daß der Verdunkelungsfaktor auf den metazentrischen Chromosomen liegt. Diese Annahme wird vor allem durch die Beobachtung an den Tieren Nr. 509 und Nr. 623, nämlich 2 hellen Mäusen mit 14 metazentrischen Chromosomen, belegt. Ein Karyotyp von Tier Nr. 509 ist in Abb. 2 dargestellt. Der Verdunkelungsfaktor muß also auf den akrozentrischen Chromosomen lokalisiert sein. Bei Zugrundelegung der Nomenklatur der Mauschromosomen nach dem Committee on Standardized Genetic Nomenclature for Mice (1972) kommen als Träger des gesuchten Gens die Chromosomen Nr. 2, 7, 10, 18, 19 in Frage (Abb. 3).

Durch die vorliegende Untersuchung wird die Unabhängigkeit von Fellfärbung und den metazentrischen Chromosomen im Chromosomensatz der Tabakmaus nachgewiesen. Der besondere Farbfaktor der Tabakmaus, bei dem es sich um einen unvollständig dominanten Verdunkelungsfaktor (v. Lehmann und Radbruch 1972), ähnlich dem E^{so}-Faktor (Searle 1968), handeln dürfte, ist auf einem der akrozentrischen Chromosomen Nr. 2, 7, 10, 18, 19 lokalisiert. Fellfärbung, Karyotypbesonderheit und die Unabhängigkeit beider Merkmale voneinander sprechen für die Stellung der Tabakmaus als eigene Art. Dabei ist die reproduktive Isolierung, die in der erschwerten Fortpflanzung mit *Mus musculus* zum Ausdruck kommt (Tettenborn und Gropp 1970), nur eine Folge des abweichenden Karyotyps.

Zusammenfassung

Das für die charakteristische Fellfärbung der Tabakmaus verantwortliche Gen kann auf einem der akrozentrischen Chromosomen Nr. 2, 7, 10, 18, 19 der Maus bzw. der Tabakmaus lokalisiert werden.

Summary

Cytogenetic analysis of the coat-colours-genetics in the Tobacco-mouse

The gene responsible for the typical coat colour of the tobacco mouse can be assigned to one of the acrocentric mouse chromosomes No. 2, 7, 10, 18, 19.

Literatur

Committee on Standardized Genetic Nomenklature for Mice (1972): Standard karyotyp of the mouse, Mus musculus; J. Hered.

Davatz, F. (1893): *Mus poschiavinus* Fatio (Puschlaver- oder auch Tabakmaus genannt). Jber. Nat. Forsch. Ges. Graubünd. **36**, 95—103.

Evans, E. P.; Breckon, G.; Ford, C. E. (1967): An air drying method for meiotic preparations from mammalian testes. Cytogenetics **3**, 289—294.

Fatio, V. (1869): Faune des Vertebres de la Suisse, Vol. I; H. Georg (Libraire-Editeur).

Gropp, A.; Tettenborn, U.; von Lehmann, E. (1970): Chromosomenvariation vom Robertsonschen Typus bei der Tabakmaus, *M. poschiavinus,* und ihren Hybriden mit der Laboratoriumsmaus. Cytogenetics **9**, 9—23.

von Lehmann, E. (1968): Über Kreuzungen der Tabakmaus, *M. poschiavinus* Fatio 1869; Vortrag a. d. 42. Hauptvers. d. Dt. Ges. f. Säugetierkunde i. Bern.

von Lehmann, E.; Radbruch, A. (1972): Züchtungen der Tabakmaus; Vortrag a. d. 46. Hauptvers. d. Dt. Ges. f. Säugetierkunde i. Köln.

Searle, A. G. (1968): An extension series in the mouse; Journ. of Heredity **59**, 341—342.

Tettenborn, U.; Gropp, A. (1970): Meiotic nondisjunction in mice and mouse hybrids; Cytogenetics **9**, 272—283.

Zech, L.; Evans, E. P.; Ford, C. E.; Gropp, A. (1972): Banding patterns in mitotic chromosomes of tobacco mouse; Exptl. Cell Res. **70**, 263—268.

Anschrift des Verfassers: A. Radbruch, Pathologisches Institut der Universität, 53 Bonn, Universität

Some Behaviour Patterns of the southern Right Whale *Eubalaena australis*

By G. S. Saayman and C. K. Tayler

Museum, Snake Park and Oceanarium Humewood, Port Elizabeth, South Africa

Receipt of Ms. 20. 7. 1972

Introduction

Little is known concerning the social behaviour of the baleen whales and systematic descriptions of even the most fundamental and stereotyped behaviour patterns are lacking. The seasonal appearance of the southern right whale *Eubalaena australis* (Fig. 1) close inshore in sheltered waters off the South African coast from May to November affords opportunities of observing behaviour from elevated coastal vantage points or at close range from boats. It appears that the whales migrate to calve and

Z. Säugetierkunde 38 (1973) 172—183

ASTM-Coden: ZSAEA 7

mate in bays along the south-eastern Cape coast, whereafter they move south to reach the Antarctic in late summer and early autumn (Best 1970). Prominent activities such as breaching, showing the flukes above the water, fluke beating, and lying inverted on the surface with flippers extended characterise the behaviour of individuals at this time. Pairs or trios of animals engage in extensive bodily contact, involving caressing and stroking of the partner with flippers and flukes; such interactions have been described as *courtship* and *mating* (Donnelly 1967, 1969).



Fig. 1. An immature southern right whale bull stranded in Algoa Bay, October 1971

Extensive observation of interacting whales reveals that it is extremely difficult to follow individual behavioural sequences through to their conclusion. Even when interacting at the surface, the ponderous animals are barely visible above the waterline. As much of the action initiated at the surface continues when the animals submerge, it is all but impossible to reliably identify individuals in the majority of cases when the whales surface, unless prominent white patches or scars serve as identification marks. However, the presence of white markings on the dorsal surface is apparently rare in both the North Pacific right whale (Omura et al. 1969) and in the southern right whale (Best 1970). Likewise, it is virtually impossible to identify bulls and cows in the absence of distinctive morphological features: although in the North Pacific mature cows are thought to be longer than adult bulls (Omura et al. 1969), this criterion is not applicable under field conditions, particulary as southern right whales often frequent murky river outlets and themselves create further turbidity by stirring up silt from the seabed. Payne and McVay (1971) have outlined similar difficulties in determining the sex of humpback whales *(Megaptera novaeangliae)* at sea. Technical aids are of great value under such conditions of observation, particularly as observers lack continuous close-range observational experience of these 17 m cetaceans comparable to that now available for the smaller odontocetes in oceanaria. The present report presents findings derived mainly from the frame-by-frame analysis of ciné-film obtained of three interacting southern right whales in Algoa Bay, supported by observations made over several years in many of the bays along the south-eastern Cape coast.

Materials and Methods

A group of approximately seven southern right whales was reported at 0900 hrs about 0,8 km offshore in Algoa Bay (34° S 25° E) on September 18th, 1970. At 1230 hrs the group of whales was dispersed over more than 4 sq km and observations commenced on an interacting trio of whales 20 m distant from the motor launch in a water depth of 6—7 fathoms.

Behaviour was filmed with a Minolta 8D 10 ciné-camera equipped with: variable frame speeds, 8—50 frames/sec; intervalometer with shutter intervals of 0,5—60,0 sec; variable exposure time and single frame exposures; and a continuously variable 7—70 mm telephoto zoom lens. Kodakchrome II film was exposed, from which individual frames were examined and black and white prints of relevant behavioural sequences were photographed with a 35 mm still camera directly from the frame being viewed in a modified projector.

A Piezo-electric hydrophone was kept in the water when the boat was stationary and recordings of underwater sounds were obtained on an Akai Mark V taperecorder. A complementary commentary on behavioural interactions was recorded on an additional taperecorder.

In addition, further extensive observations of southern right whales have been obtained from elevated coastal vantage points during concurrent studies of free-ranging dolphins (Tayler and Saayman 1972, Saayman, Tayler and Bower, in press; Saayman, Bower and Tayler 1972; since the observer is frequently able to look directly down upon the animals, such observations are not restricted by the low angle of inclination which hampers observation from boats.

Results

As the observers approached the group of whales, one animal breached in the distance, and filming then commenced. The following account is a sequential analysis of subsequent behaviour. Supplementary observations, obtained on other occasions, are inserted where appropriate.

Breaching: A whale, identified by a notch on one fluke (see Fig. 11), breached seven times in succession. The first leap occurred before the camera was operational, but was similar to the second. On the second breach, the whale left the surface at an angle of 80° to the horizontal, showing both flippers (Fig. 2). It inverted to fall on its back and disappeared completely beneath the surface, throwing up an immense spray of water. The flukes then appeared and were protruded vertically above the surface (Fig. 3); they then moved about 10° from the vertical and disappeared beneath, giving the impression that the whale had performed a complete somersault underwater and that the head was now facing the direction opposite to that from which the approach was made. On the third breach the whale, already partially inverted, appeared at an angle of 70° to the horizontal, fell on its side and again completely disappeared. The flukes then protruded, one higher than the other, indicating that the animal was still on its side. The fourth breach was less spectacular, the head alone appearing 15° to the horizontal before plunging beneath, pushing



Fig. 2 (above) and 3 (below). A whale at the height of its leap, flippers outstretched, inverts to fall on its back. The head plunges beneath and the flukes then appear above the surface. (Photo from ciné-sequence)



Fig. 4. Two whales lie side by side. The prominent white patch on the dorsal surface served to identify one animal. (Photo from ciné-sequence)

before it foaming white water; the flukes did not appear. The fifth breach commenced as did the third, but the flukes protruded symmetrically above the surface and revolved as they disappeared, indicating that the animal had twisted sideways underwater. On the sixth breach, the whale appeared 45° to the horizontal, again on its side, twisting to strike the surface with the throat and lower jaw, the head disappearing as the back arched strongly clear of the surface without the flukes showing. The final breach was similar to the sixth, except that the flukes again showed vertically, moved until they were horizontal to the surface, and then disappeared.

Leaps occurred at irregular intervals, sometimes separated by several minutes, and became progressively less forceful. No animals were seen close to the whale when it commenced breaching, but with each successive leap it progressed in the direction of a pair of interacting whales, which it subsequently joined.

Behavioural Interactions: After the final breach, the whale joined two others which were already interacting. It was possible, during the ensuing engagement of the three animals, to identify a number of behavioural patterns and approaches and, in some cases, to identify individuals by means of prominent white patches on the back of one animal (Fig. 4) and by the notch on the flukes of the whale which breached.

Pushing the partner

The active whale approached at an angle of 90° and, with its lower jaw in contact with the dorsal surface of the passive partner, pushed it sideways (Fig. 5) or some-

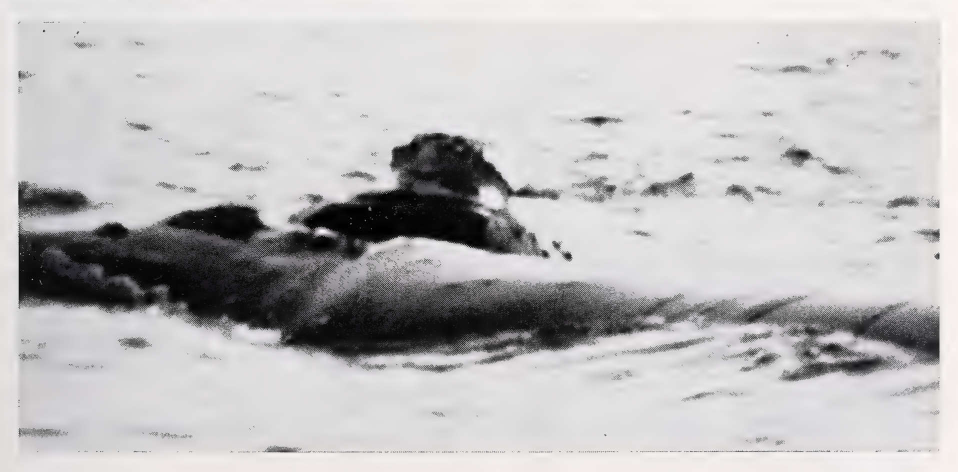


Fig. 5. A whale pushes its horizontal partner sideways with its lower jaw in contact with the dorsal surface in the vicinity of the blowhole. (Photo from ciné-sequence)



Fig. 6. A whale rests its lower jaw upon the submerged head of its partner. (Photo from ciné-sequence)

times rolled it completely over. On occasion, this activity ceased with the head of the initiating whale resting on the dorsal surface of the passive partner (Fig. 6). There were many variations, for example, when the initiating animal thrust directly at the flank of the passive partner or when it slid slowly beneath the ventral surface, sometimes inverting as it did so. Further, the angle of approach varied, and contact was established at different points along the axis of the body of the passive whale.

Fig. 7 (above) and 8 (below). Two frames from a ciné-sequence show the final phases of a sweep with the flipper as the active whale moves past the head of its passive partner

Caressing with flipper and flukes

The active whale approached the partner at an angle of 90° but, instead of pushing with the head, turned sideways and stroked the stationary partner from the abdomen to the head with a flipper (Figs. 7, 8). Stroking with the flipper was sometimes followed by a caress with the flukes as the active whale moved alongside to come parallel to the stationary partner.

Presentation of the belly to the partner

The active whale (A) circled in front of the stationary partner (B), in so doing rolling on its side to expose its belly to the head of B. As A righted itself, B then turned on its side to present its belly to the head of A. B then turned upright and A again rolled to present its belly to B for a second time. It was noteworthy that in the first two instances rolling occurred as the genitalia of the presenting whale came opposite the head of the partner.

Adoption of vertical posture

The whale slowly swung the body downwards until, in contrast to the normal horizontal posture, it assumed a vertical position with the bonnet clear of the surface (Fig. 9), sometimes with the mouth slightly ajar. On one occasion, one of a pair of interacting whales adopted the vertical posture and confronted an approaching whale which became stationary and then rapidly withdrew, whereupon the interaction between the original pair of animals recommenced. Although the vertical posture has been observed on numerous occasions, the eyes of the whale have never been seen above the waterline.

Adoption of inverted posture

Interactions were occasionally suspended when one partner rolled upon its back, sometimes with the flippers held vertically (Fig. 10). On other occasions, a similar posture was adopted but the flukes of a second whale were seen to be in contact with the abdomen of the inverted animal.

On November 6th 1971 one of pair of interacting whales in Plettenberg Bay twice lay inverted on the surface with flippers extended and penis erected for approximately two mins in each case following extensive bodily contact between the pair.



Fig. 9. A whale adopts a vertical posture and confronts an approaching individual. The partner of the vertical animal is behind it and submerged. The bonnet of the vertical animal is visible but the eyes of whales in this position were never seen above the surface. (Photo from ciné-sequence)



Fig. 10. An inverted whale lies motionless, holding the flippers clear of the surface. (Photo from ciné-sequence)

Subsequent interactions were initiated by the bull which approached from the rear and placed its head beneath the flukes of the partner; in one case the partner responded by rolling to lie inverted belly to belly beneath the bull, one flipper extended upright and held flat against the flank of the bull. The second erection was seen 6,0 mins after the first in an interaction which was observed from 0945 to 1025 hrs.

The whales were frequently observed to float in the following attitudes: (a) on their sides with their ventral surfaces in close contact and their heads in proximity, (b) one animal lying with its dorsal surface uppermost and the partner inverted beneath it with their heads still in proximity and their ventral surfaces in contact, (c) as in (a) or (b) but with one partner rotated through 180° so that its head was in the proximity of the flukes of the other.

Protrusion of the flukes above the surface

Interactions were occasionally suspended when one of the partners lay motionless at the surface with its flukes protruding and waving slowly in varying attitudes (Fig. 11). This gave the impression that the body was vertical with the head pointing at or resting upon the seabed; this impression was possibly erroneous since this posture has also been seen in water too shallow to accommodate the full length of the animal. On one occasion, whilst in this attitude, the flukes quivered violently before being lowered beneath.

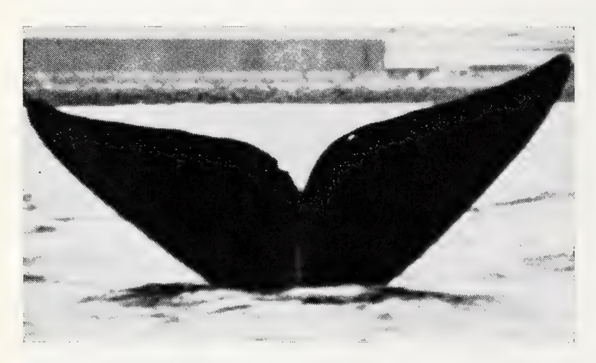


Fig. 11. The flukes of a whale are held clear of the surface and remain motionless in this attitude for a considerable period. This individual was identified by the V-shaped nick in the fluke on the left side and by the hole in the fluke on the right side. (Photo from ciné-sequence)

Striking with the flukes and flippers

One whale slowly lifted its flukes clear of the water and, in so doing, brushed the head of the partner which was lying directly in line behind it. After a pause, it then brought its flukes sharply down, striking the water above the head of the partner.

On October 14th, 1970, a single whale in Plettenberg Bay beat its flukes on the surface: the animal protuded the flukes and part of the peduncle and then brought the flukes down sharply four times in rapid succession. After lifting the head to breathe, the whale again struck the surface with its flukes eight times in the same

manner, throwing up a great amount of water. It then swam rapidly away and disappeared from view out to sea. On the previous day two trios of interacting whales had been observed in the area, and interacting whales were again seen on the two days following this incident. On October 16th, four whales were observed interacting in a single group. One of these animals gave 15 successive strokes with its flukes in the direction of the other whales interacting 10 m away. The flukes then disappeared and the whale surfaced inverted, with both flippers held vertically. After a pause, it rolled sideways and struck the water forcibly with a flipper. Shortly after this the group broke up into two pairs, each of which continued to engage in stroking, pushing and carressing behaviour.

Waving the flippers and striking the surface was seen when a whale was fully or partially inverted with one or both flippers above the surface. Undoubtedly some striking with the flipper occurred as a whale rolled sideways, but a variety of flipper movements occurred during active interactions and included forceful and apparently deliberate striking similar to fluke beating.

Reversal of Behavioural Roles

Intensive examination of filmed sequences and comparison of the roles adopted by individuals in different interactions indicated that oppositely sexed partners possibly performed similar behavioural roles. Thus, it was clearly established that the whale identified by white patches on its dorsal surface adopted both the active and the passive roles in pushing and caressing sequences: at times the animal lay passive whilst being pushed and caressed, whereas in further sequences it actively approached to push and caress the passive partner. In addition, the white-backed whale was temporarily inactive following the arrival of the notch-fluked whale and interactions occurred between the newcomer and the unmarked animal. Thus extensive interactions occurred between the unmarked whale and the two identifiable individuals. It was further established that the notch-fluked whale struck the white-backed whale on the head with its flukes.

The white-backed whale at one time was photographed in an inverted position with its genitals above the surface and several frames were exposed as it rolled towards the camera. Two small slits, resembling the mammaries, were apparent on either side of the genital slit, suggesting that this whale was a cow: positive sexing of this animal, however, was questionable in view of the long-range photography and the graininess of the colour film.

Further reversal of behavioural roles was apparent when two whales alternately presented their bellies to each other as described above in the relevant section.

Phonation

No underwater sounds attributable to the whales were recorded. However, a single bellow, similar in pitch, timbre and intensity to that of domestic cattle, was heard when two of the trio of whales were interacting on the surface. The third whale which at that time was detached from the interacting pair, turned immediately and swam towards them. It was thought that this airbourne sound, undetected by the hydrophone, must have emanated from the blowhole which, in all three animals, was at the time above the surface of the water.

Responses to the Boat

The whales in general gave no indication of being aware of the presence of the boat. Indeed, as the observers approached the trio of whales, a lone individual surfaced

to breathe within 4 m of the boat. In contrast to this apparently inadvertent close approach by a whale, one of the interacting trio emerged a body length away and abeam of the stationary vessel whilst filming was in progress. The animal dived under the boat, and narrowly avoided scraping the keel before the motors could be started. This direct approach was interpreted as an unmistakable challenge, and filming was then carried out at a greater distance without further incedent.

Location of interacting whales

Interactions between whales frequently continued throughout the day in a variety of locations in the comparatively sheltered waters of bays. The whales apparently allowed themselves to be carried by tidal and surface currents. Drifting occurred whether the animals were interacting or, on occasion, lying motionless side by side for more than an hour, during which time they drifted approximately one km. However, when interacting whales found themselves on the fringe of the breaking waves of the surf zone they rapidly made for deeper water before recommencing interactions.

Discussion

The manner of copulation in whales has long been a matter of speculation by cetologists (Slijper 1962, 1966). Indeed, until the observation of an erection by a bull in a pair of interacting whales in Plettenberg Bay, there was no firm evidence that any of the behaviour described in this report comprised part of the copulatory pattern. Nevertheless, the function of many of the interactions and postures described is still open to speculation and, failing underwater observation or photography from close range in good visibility, only an extremely opportune sighting will permit the determination of the postures adopted during coitus and the duration of the consummatory responses.

The question of the behavioural roles adopted by bulls and cows is also a contentious one. It was clear from the present analysis that one individual might adopt both the active and the passive roles in similar behavioural encounters and it therefore seems unjustified at this stage to postulate that the most active animal in an interacting pair or trio of whales must necessarily be a bull (see Donnelly 1967, 1969). This consideration is further reinforced by the great difficulty experienced in obtaining reliable quantitative data upon which to base a conclusion. Furthermore, positive sexing of a whale when it inverted and clearly displayed its genitalia to the observer was, in our experience, a rare event and, even when this did occur, as in the example sited at Plettenberg Bay, continuous identification of that whale during subsequent interactions generally became impossible. In many terrestrial species the sexual partners interchange behavioural roles during the sequences comprising the full pattern of copulatory behaviour. For example, the jackal *Canis aureus syriacus* performs a series of actions prior to copulation, including a characteristic T-sequence: one jackal circles to stand perpendicular to the other and may rest its head briefly upon the back of the horizontally positioned partner. The behavioural roles are interchangable in relation both to the sex and to the body position of the partners. In other words, both partners may alternatively perform identical behavioural responses and, although individual differences between pairs are apparent, the female is in some cases more active and may even vigorously mount the male and perform thrusting movements (Golani and Mendelssohn 1971). Similarly, quantitative studies of captive bottlenosed dolphins *(Tursiops aduncus)* indicate that typical postures and forms of display swimming and leaping, which are characteristic of courtship sequen-

ces, occur with equal frequency in oppositely sexed partners; in free-ranging dolphins as many as ten animals may participate in courtship sequences and on occasion four bulls, all displaying erections, have attempted to mate simultaneously with a single partner (Saayman, Tayler and Bower, in press). More recent experience in the Port Elizabeth Oceanarium has shown that adult bulls attempt insertion with other adult or immature bulls and further, an immature bull, displaying the full clasping and thrusting pattern, may attempt intromission with the most dominant adult bull in the colony. This behaviour occurs despite the presence of a sexually mature cow and its three year old female calf and interactions frequently alternate between like sexed and oppositely sexed partners. Clasping and thrusting behaviour may also occur between two mature cows which sometimes exhibit similar interactions with an adult bull partner. Homosexual behaviour between two captive *Tursiops truncatus* cows has also been reported to alternate with heterosexual interactions (Brown, Caldwell and Caldwell 1966) and McBride and Kritzler (1951) record attempts by young *Tursiops truncatus* to copulate with older dolphins of either sex. In the Amazon dolphin *(Inia geoffrensis)*, homosexual interactions occurred between an adult and an immature bull kept together in captivity (Layne and Caldwell 1964) and Tavolga (1966) describes extensive homosexual contacts between immature bull bottlenose dolphins. Whereas conditions of captivity may very well elicit atypical behaviour, the large groups of free-ranging dolphins, sometimes including calves, which we have observed to engage in courtship-like behaviour, suggest that such interactions may well form part of the normal behavioural repertoire of these cetaceans. The details and functions of such behaviour in delphinids (*Tursiops* and *Sousa* sp.) are as yet unclear but it is possible that these social interactions may operate not only in the context of primary sexual behaviour but also as a form of "greetings" ceremony when groups of dolphins come together after having been widely dispersed over the feeding grounds along the coastal stretches over which they range.

In the interactions between the trio of whales which formed the primary basis of this report, it was impossible to arrive at a satisfactory resolution of the likely sex of the partners. There were several possible combinations, assuming that all of the animals were sexually mature, whereas an additional possibility is that one animal might have been a calf or juvenile, in which case interactions similar to those described as "mating" might well form part of the normal interactions between a cow and its immature offspring. It is clear that our present state of knowledge permits little more than a rigorous description of behavioural events as they are seen to occur: any statements concerning the complete behavioural patterns involved in coitus, the sex of the interacting animals and the functions of the postures adopted are premature and, at best, highly speculative.

Summary

The seasonal appearance of southern right whales *(Eubalaena australis)* off the South African coast from May to November provides opportunities to observe the behaviour of interacting pairs or trios of whales from boats or coastal vantage points.

This report describes a number of typical behavioural sequences derived primarily from the frame-by-frame analysis of a cinematographic record obtained from a boat of three interacting whales in Algoa Bay.

Characteristic behavioural sequences of individuals include leaping, fluke beating, lying inverted on the surface with flippers extended and the adoption of a vertical posture with the bonnet visible above the surface. Pairs or trios of whales engage in sequences in which the active partner pushes and caresses the passive partner. A variety of inverted postures are adopted by individuals during behavioural encounters.

Identification of two individuals by means of white patches on the dorsal surface of one whale and by a notch on the fluke of another indicated that whales alternately adopted similar active and passive behavioural roles: a whale might on occasion lie passive whilst

being pushed and caressed, whereas in subsequent sequences it adopted the active role. This finding suggests that it is unjustified to assume that the active whale in an interacting pair is necessarily a bull.

A comprehensive description of behavioural units is not yet possible, but the evidence suggests that much of the behaviour observed comprises part of the copulatory pattern of behaviour.

No underwater sounds attributable to the whales were recorded. However, an airbourne bellow is described.

Zusammenfassung

Einige Verhaltensweisen der Südlichen Glattwale

Das jahreszeitliche Erscheinen der Südlichen Glattwale *(Eubalaena australis)* an der süd-afrikanischen Küste von Mai bis November bietet die Gelegenheit, das Verhalten von Paaren oder Trios der Wale zu beobachten, und zwar von Schiffen oder von Beobachtungspunkten entlang der Küste.

Dieser Bericht beschreibt eine Reihe typischer Verhaltenssequenzen von drei miteinander agierenden Walen in der Algoa Bay. Die Ergebnisse werden durch eine Analyse von Filmen gewonnen, die von einem Boot aus aufgenommen wurden.

Die charakteristischen Verhaltensweisen schließen ein: Springen, Schwanzschlagen, umgekehrt auf der Oberfläche liegen mit ausgebreiteten Flossen, vertikale Position mit über dem Wasserspiegel sichtbarer Kappe. Die Walpaare oder Trios engagieren sich in Sequenzen, bei denen der aktive Partner den passiven stößt oder liebkost. Während des Zusammentreffens werden von den einzelnen Partnern verschiedene Positionen eingenommen. Zwei Wale konnten durch weiße Rückenflecke und durch eine Kerbe am Schwanz identifiziert werden, dadurch wurde erkannt, daß die Tiere abwechselnd die aktive oder passive Rolle übernehmen.

So blieb ein Wal passiv liegen, während er gestoßen und liebkost wurde, während er später die aktive Rolle übernahm. Diese Beobachtung läßt darauf schließen, daß es falsch ist anzunehmen, daß der aktive Wal ein Bulle sein muß. Eine umfassende Beschreibung ist noch nicht möglich, aber alle Beweise deuten darauf hin, daß vieles von dem beobachteten Verhalten mit der Paarung in Zusammenhang steht.

Unterwassergeräusche der Wale wurden nicht festgestellt, jedoch wird ein in der Luft ausgestoßener Schrei beschrieben.

Acknowledgements

This work was supported by Messrs. John Haig and Company.

Literature

Best, P. B. (1970): Exploitation and recovery of right whales *Eubalaena australis* off the Cape Province. Investl. Rep. Div. Sea Fish. S. Afr. **80**, 1—20.

Brown, D. H.; Caldwell, D. K.; Caldwell, M. C. (1966): Oberservations on the behavior of wild and captive false killer whales, with notes on associated behavior of other genera of captive delphinids. Los Angeles County Mus. Contri. Sci. **95**, 1—32.

Donnelly, B. G. (1967): Observations on the mating behaviour of the southern right whale *Eubalaena australis.* S. Afr. J. Sci. **63**, 176—181.

— (1969): Further observations on the southern right whale, *Eubalaena australis,* in South African waters. J. Reprod. Fert., Suppl. **6**, 347—352.

Golani, I.; Mendelssohn, H. (1971): Sequences of precopulatory behavior of the jackal *(Canis aureus* L.). Behaviour **38**, 169—192.

Layne, J. N.; Caldwell, D. K. (1964): Behavior of the Amazon dolphin, *Inia geoffrensis* (Blainville), in captivity. Zoologica, N. Y. **49**, 81—108.

McBride, A. F.; Kritzler, H. (1951): Observations on pregnancy, parturition, and post-natal behavior in the bottlenose dolphin. J. Mammal, **32**, 251—266.

Omura, H.; Ohsumi, S.; Nemoto, T.; Nasu, K.; Kasuya, T. (1969): Black right whales in the north Pacific. Sci. Rep. Whales Res. Inst. **21**, 1—78.

Payne, R. S.; Mcvay, S. (1971): Songs of humpback whales. Science **173**, 587—597.

Saayman, G. S.: Bower, D.; Tayler, C. K. (1972): Observations on inshore and pelagic dolphins on the south-eastern Cape coast of South Africa. Koedoe **15**, 1—24.

Saayman, G. S.; Tayler, C. K.; Bower, D.: Diurnal activity cycles in captive and free-ranging Indian Ocean bottlenose dolphins *(Tursiops aduncus* Ehrenburg). Behaviour. (In press).

SLIJPER, E. J. (1962): Whales. London.
— (1966): Functional morphology of the reproductive system in cetacea. In: Whales, dolphins and porpoises (Ed.: K. S. NORRIS), Berkeley and Los Angeles: University of California Press, 277—319.
TAVOLGA, M. C. (1966): Behavior of the bottlenose dolphin *(Tursiops truncatus):* Social interactions in a captive colony. In: Whales, dolphins and porpoises (Ed.: K. S. NORRIS), Berkeley and Los Angeles: University of California Press, 718—730.
TAYLER, C. K.; SAAYMAN, G. S. (1972): The social organisation and behaviour of dolphins *(Tursiops aduncus)* and baboons *(Papio ursinus):* Some comparisons and assessments. Ann. Cape Prov. Mus. (Nat. Hist.) **9**, 11—49.

Authors' address: G. S. SAAYMAN and C. K. TAYLER, Museum, Snake Park and Oceanarium Humewood, Port Elizabeth, South Africa

Artenzahl und Publikationen — Untersuchungen zur Säugetierliteratur

Von HANS-REINER SIMON

Aus dem Zoologischen Institut — Bibliothek — der Universität Heidelberg

Eingang des Ms. 29. 6. 1972

1. Einleitung und Fragestellung

Die Entstehung der biologischen Literatur sowie ihre Verteilung auf systematische Einheiten und Ursprungsländer ist von verschiedenen Parametern abhängig. Sie werden von ROTHMAN und WOODHEAD (1971) sowie von SOLLA-PRICE (1971) diskutiert. Zu nennen sind besonders Forschungsmittel, Anzahl beteiligter Wissenschaftler sowie sozialer Typus des Landes, in dem die Forschungen angestellt werden. Da all diese Parameter jedoch nur schwer oder überhaupt nicht beschaffbar sind, beschränkt man sich meist auf die Erfassung der Publikationen, um damit eine Situationsanalyse von Forschungsbereichen durchzuführen. Auf diese Weise gewinnen wir variable Größen, welche es gestatten, Verteilungsmuster der biologischen Literatur innerhalb bestimmter systematischer Einheiten (z. B. Stämme, Ordnungen) darzustellen (SIMON 1971). Als Vergleichswert, der möglichst auch Interpretationswert besitzt, ist jedoch neben der Publikationszahl eine zweite Variable erforderlich. Sie wurde in Form der Artenzahl pro Ordnung bereits bei einer allgemeinen Analyse der biologischen Literatur, jedoch ohne statistische Absicherung, eingesetzt (vgl. SIMON 1971, p. 124). Dabei zeigte sich, daß bei relativ großen Artenzahlen auch entsprechend hohe Publikationsanteile auftraten. Diese Feststellung gilt innerhalb des gesamten Tierreiches, mit Ausnahme der Säugetiere. Hier wurde vielmehr deutlich, daß bei relativ niedriger Artenzahl der Mammalia im Vergleich zum übrigen Tierreich eine Zunahme von Publikationen zu verzeichnen war. Diese Abweichung soll nachfolgend im einzelnen überprüft und die auch für die Säugetierliteratur vermuteten Korrelationen zwischen Artenzahl und Publikationsanteil statistisch bestimmt werden.

Z. Säugetierkunde 38 (1973) 183—187

ASTM-Coden: ZSAEA 7

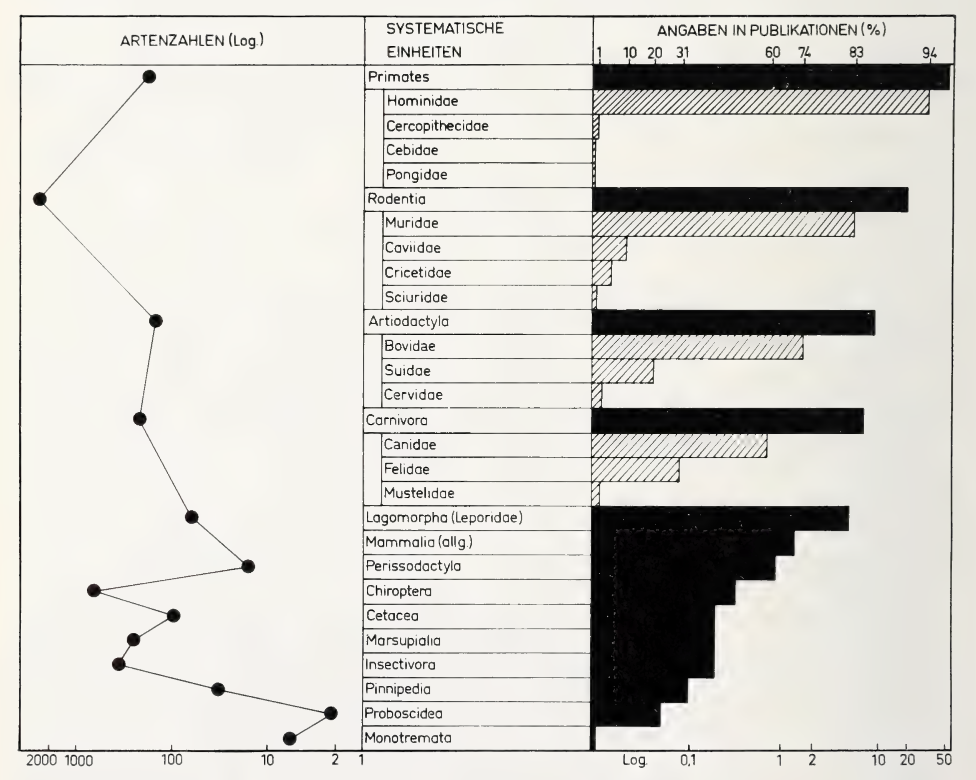
2. Material und Methode

Es galt also zu prüfen, ob reale Abhängigkeiten zwischen der Artenzahl und entsprechenden Publikationsanteilen bestehen, bzw. welche Korrelationen dabei auftreten. Als Quelle zu dieser Untersuchung diente die derzeit umfangreichste biologische Bibliographie: Biological Abstracts, Band 51, Jahrg. 1970. Sie enthält im sogenannten Biosystematischen Index 94 085 Eintragungen, die sich auf Säugetiere beziehen. Davon betreffen 48 000 Eintragungen Hominiden und 46 000 alle übrigen Säugetiere. Das entspricht etwa insgesamt 65 000 Publikationen, da im Durchschnitt eine Publikation unter 1,4 verschiedenen Schlagworten von diesem Index erfaßt wird (vgl. auch Simon 1972). Diese Schlagworteintragungen wurden mit Hilfe einer Skala vermessen und den entsprechenden Ordnungen zugewiesen, wobei die Nomenklatur aus Biological Abstracts beibehalten wurde. Stichproben ergaben, daß der Meßfehler dabei unter 1 % lag (0,8—0,95 %). Die Artenzahlen wurden ermittelt nach: Herder-Lexikon, Das Leben; Neue Herder-Bibliothek, Band 8, 1971. Beide Parameter (Publikationsanteile und Artenzahlen jeweils in Prozent) wurden auf mögliche Korrelationen mit Hilfe des Korrelationskoeffizienten r geprüft:

$$r = \frac{\Sigma (x_i - \bar{x}) (y_i - \bar{y})}{\sqrt{\Sigma (x_i - \bar{x})^2 \; \Sigma (y_i - \bar{y})^2}}$$

3. Ergebnisse

Eine Gesamtübersicht zu allen untersuchten Gruppen vermittelt Abb. 1. Darin sind nach fallendem Anteil der Ordnungen die aus dem genannten Jahrgang der Biblio-



Artenzahlen und Publikationsanteile. Ordnungen = schwarze Säulen und logarithmischer Maßstab *(rechts unten)*, Familien = schraffierte Säulen und dekadischer Maßstab *(rechts oben)*. Unter „Mammalia allg." sind Publikationen über Expeditionen, Museen und Historisches zusammengefaßt

Tabelle 1

Artenzahlen und Publikationsanteil

1. Ordnungen	2. Artenzahl absolut	3. Artenzahl % Xi	4. Literatur-angaben (%) Yi	5. wie 3. ohne Hominidae Xii	6. Literatur-angaben (%) Yii
1. Proboscidea	2	0,044	0,053		0,12
2. Monotremata	6	0,131	0,012		0,27
3. Perissodactyla	15	0,329	0,843		1,78
4. Pinnipedia	30	0,657	0,108		0,23
5. Lagomorpha	60	1,314	5,139		10,88
6. Cetacea	92	2,015	0,205		0,43
7. Artiodactyla	160	3,504	9,481		20,07
8. Primates	200	4,380	54,454	4,300	6,40
9. Carnivora	220	4,818	7,183		15,21
10. Marsupialia	241	5,278	0,202		0,43
11. Insectivora	370	8,103	0,199		0,42
12. Chiroptera	650	14,236	0,334		0,71
13. Rodentia	2500	54,753	20,437		43,03
Gesamt	4566	$\bar{x}$ = 7,660	$\bar{y}$ = 7,588	$\bar{x}$ = 7,659	$\bar{y}$ = 7,69
		r = + 0,2531		r = + 0,8125	

graphie extrahierten Angaben zusammengefaßt. Bei den 4 Hauptgruppen (Primates, Rodentia, Artiodactyla, Carnivora) ist neben dem Gesamtanteil (= schwarze Säule und logarithmischer Maßstab, unten) auch der Anteil der wichtigsten Familien in bezug zur entsprechenden Ordnung dargestellt (= schraffierte Säulen und dekadischer Maßstab, oben). Die schraffierten Säulen ergeben jedoch nicht immer 100 % der dazu gehörigen Ordnung, da in letzterer noch weitere Familien enthalten sein können, welche nicht mehr im einzelnen dargestellt sind. Die hypothetisch angenommene Korrelierung der Parameter Artenzahl und Publikationsanteil wurde rechnerisch überprüft und aufgelistet.

Die Tabelle zeigt die Ergebnisse dieser Berechnung, und zwar in zwei Varianten, nämlich mit und ohne Hominiden (unter 8. = Primates) Spalte 4 enthält die Verteilung einschließlich der Hominiden, Spalte 5 und 6 ohne dieselben. Beide Varianten ergeben positive Korrelationen mit r = + 0,2531 bzw. r = + 0,8125. Damit kann ausgesagt werden, daß in der Säugetierforschung Artenzahlen und Publikationen positiv korreliert sind, d. h., daß im Durchschnitt große Artenzahlen mit ebensolchen Publikationsmengen gekoppelt sind. Diese Aussage ist jedoch nur signifikant (mit einer Irrtumswahrscheinlichkeit von 1 %), wenn die Hominiden *nicht* berücksichtigt werden[1], da auf sie innerhalb der Primates 94 % der Publikationsanteile entfallen. Der Literaturanteil der Primates *einschließlich* der Hominiden beträgt im Rahmen der Säugetierliteratur 54,4 %. Damit bestimmt die Hominiden-Literatur entscheidend das Gesamtbild der Säugetierliteratur.

Im gesamten Tierreich ist dieses positive Korrelationsverhältnis (s. oben) signifikant nachweisbar, wie an größerem Material noch gezeigt werden wird (Simon, in Vorbereitung). Die in der Einleitung angesprochene Abweichung ist damit erkannt und auf den hohen Prozentsatz der Hominiden-Literatur zurückzuführen. Die hier

[1] dann r = 0,8125

untersuchte Stichprobe vermittelt also durchaus einen repräsentativen Querschnitt durch die Säugetier-Literatur in bezug auf ihre systematische Verteilung bei einem Stand von 1970.

4. Diskussion

Vergleicht man die Verteilung in Abb. 1, dann fällt neben der Hominiden-Literatur vor allem auf, daß sich die überwiegende Menge der Publikationsanteile auf Haus- (Bovidae, Suidae, Canidae, Felidae) und Labortiere (Muridae, Caviidae, Cricetidae) beziehen. Der Anteil der Freilandbeobachtungen ist relativ gering (z. B. Cervidae im Verhältnis zu den übrigen Artiodactyla).

Für den Bereich der Haustierforschung wird mit jährlich ca. 24 000 Veröffentlichungen gerechnet (Haendler und Neese 1972). Auf Grund des hier vorgelegten Materials lassen sich derartige Abschätzungen noch nicht vornehmen. Insgesamt zeigt sich aber, daß in weiten Bereichen noch relativ wenig Forschung, hier ausgedrückt durch entsprechende Publikationsanteile, im Jahr der Stichprobenentnahme vorgelegen hat. Dazu gehören insbesondere auch die Primaten, wenn man die Hominiden unberücksichtigt läßt (vgl. Abb. 1 oben).

Nachtrag während der Korrektur: Durch eine Untersuchung von H. E. Kennedy (Nonhuman primate research literature – a subset analyzed; Biological Abstracts **54**, H. 6, Sept. 1972) wird die Situation der Primaten-Literatur auch für 1971 bestätigt. Einschließlich der Hominiden sind es 75 158 Publikationen. Davon befassen sich 742 Arbeiten mit nichtmenschlichen Primaten. Mehr als 45 % dieser Arbeiten betreffen die Familie Cercopithecidae; etwa 10 % die Cebidae und noch etwas weniger die Pongidae. Bei den Cercopithecidae und Cebidae wurden meist die Physiologie des Nervensystems untersucht; die Cercopithecidae werden oft unter den Aspekten ihres Verhaltens, ihres endocrinen Systems und als Testorganismen für Viruskrankheiten untersucht. Die Pongidae sind hauptsächlich Untersuchungsobjekte in bezug auf Fragen der Anthropologie, des Verhaltens, der Immun-Pathologie, der systematischen Säugetierkunde sowie der medizinischen Bakteriologie und Virologie. Die Cebidae sind außerdem Modelle für Studien zum Verhalten, des Nervensystems und zur Parasitologie, während die medizinische Virusforschung hauptsächlich mit Hilfe der Callithricidae (Marmosets) betrieben wird.

Zusammenfassung

Bei der Untersuchung von ca. 65 000 Publikationen der Säugetierkunde zeigte sich, daß Artenzahlen und Publikationsanteile positiv korreliert sind. Etwa 55 % aller Veröffentlichungen betreffen Hominiden. Eine Abtrennung der Hominiden-Literatur ergibt für die Säugetier-Literatur insgesamt eine signifikante positive Korrelation zwischen Artenzahlen und Publikationsanteilen. Damit kann modellmäßig die Verteilung der Literatur auf systematische Einheiten dargestellt werden.

Summary

Number of species and publications — evaluation of literature on mammals

By evaluating 65 000 papers in Biological Abstracts on mammals it is shown that number of species (within the orders) and publications on them are correlated positively. Nearly 55 % of all publications are devoted to Hominidae. The exclusion of the literature on Hominidae gives for all other mammals *significant* positive correlations between number of species and publications (see fig. 1 and table 1). So we can describe with this simple model the distribution of papers on systematic units (orders, families).

Danksagung

Für wertvolle Diskussionsbemerkungen und Anregungen danke ich Herrn Dr. J. Pelosse (Sorbonne, Paris).

Literatur

Haendler, H.; Neese, U. (1972): Untersuchungen über Umfang, Verteilung und Struktur der Literatur des Fachbereiches Tierische Produktion. Mitt. Ges. Bibl.wes. u. Dok. des Landbaues, **16**, 5—35.
Rothman, H.; Woodhead, M. (1971): The use of citation counting to identify research trends. London: J Doc. **27**, 287—294.
Simon, H. R. (1971): Zur Analyse biologischer Bibliographien. Heidelberger Jb. **XV**, 111—133.
— (1972): Collembolen-Literatur in Biological Abstracts und Informations Collembologiques — eine bibliographische Untersuchung. Rev. Ecol. Biol. Sol, Paris, **9**, 257—272.
Solla-Price, D. J. de (1971): Measuring the size of science. Proc. Israel Acad. Sci. Humanities, **4**, 98—111.

Anschrift des Verfassers: Dipl.-Dokumentar Hans-Reiner Simon, Zoologisches Institut der Universität, Bibliothek, 69 Heidelberg, Berliner Straße 15

SCHRIFTENSCHAU

Albrecht, H., und Dunnett, S. C.: **Chimpanzees in Western Africa.** Mit einem Vorwort von W. Wickler. 138 S., 84 Abb., 8 Zeichn. u. Tab. Ethologische Studien, R. Piper & Co. Verlag, München 1971.

Ende 1968 und Anfang 1969 beobachteten die Autoren freilebende Westafrikanische Schimpansen *(Pan troglodytes verus)* in Guinea. Ihre Aufgabe war es, Experimente zur „Dehumanisationshypothese“ zu wiederholen und im Film festzuhalten, die Kortlandt und seine Mitarbeiter schon früher im Beobachtungsgebiet durchgeführt hatten, indem sie beispielsweise das Verhalten gegenüber einem ausgestopften Leoparden bei je einer in geschlossenerem Biotop („Waldschimpanse“) und offenerem Biotop („Savannenschimpanse“) lebenden Population verglichen. Die Ergebnisse dieser Experimente werden aber in dem vorliegenden Bändchen nur angedeutet. — In leider sehr knapp gehaltenen Kapiteln stellen die Autoren ihre Beobachtungen über Gruppenzusammensetzung, Fortbewegung, Nahrungsaufnahme, Nestbau und Schlaf, Sozialverhalten und Reaktionen auf andere Tiere zusammen. — Bisher lagen genauere Verhaltensbeobachtungen freilebender Schimpansen nur aus dem östlichen Teil des Verbreitungsgebietes der Art vor (Zaire, Uganda, Tanzania, Kortlandt, Reynolds, van Lawick-Goodall u. a.). Es ist natürlich besonders interessant, die Tiere in Guinea mit denen im 5000 km entfernten Gombe Stream Game Reserve in Tanzania (van Lawick-Goodall) zu vergleichen. Da der Westafrikanische Schimpanse heute wegen der Vernichtung seiner Habitate bedroht ist, werden die Beobachtungen, Filme und Tonbänder der Autoren darüber hinaus leider schon bald unschätzbaren Dokumentarwert besitzen. — Grundsätzlich unterscheidet sich das Verhalten der Schimpansen in Guinea nicht von dem der Tiere in Tanzania. Für einen detaillierten, quantitativen Vergleich reichen die Beobachtungen angesichts der enormen individuellen Variabilität freilich noch nicht aus. van Lawick-Goodall beobachtete innerhalb ihrer Schimpansengruppe einen besonders engen Zusammenschluß eines Weibchens mit maximaler Sexualhautschwellung mit einer größeren Zahl erwachsener Männer. In Guinea fanden Albrecht und Dunnett keine solchen Untergruppen. Daß die in Guinea beobachteten Schimpansen im Laufe eines Tages weniger weit wanderten, daß sie offenbar keine Wirbeltiere töteten, keine Termiten „fischten“ und eine zusammenhängende Gruppe von bis zu 40 Individuen bildeten, mag mit dem Nahrungsangebot während der relativ kurzen Beobachtungszeit zusammenhängen, während der gerade die Grapefruits einer Farm in dem einen der beiden Beobachtungsgebiete reiften. Auch vom Menschen werden übrigens in Westafrika nur bestimmte Arten von Termiten nur zu bestimmten Jahreszeiten, nämlich kurz vor dem Ausschwärmen, gesammelt. Sie sind dann fett und wohlschmeckend. Beim Schimpansen ist das „Termitenfischen“ keineswegs auf die Tiere im Gombe Stream Reserve beschränkt, wie die Autoren annehmen (S. 120). — An manchen Stellen vermißt man in der vorliegenden Arbeit eine kritische Diskussion der Angaben in der Literatur. Unterschiedslos werden Beobachtungen, zum Beispiel über Lautäußerungen, mitgeteilt, die schon oft publiziert worden sind, und höchst interessante Neuigkeiten, beispielsweise über die „frozen foot posture“ (S. 38): ein Schimpanse bleibt plötzlich stehen und hebt einen Fuß, so daß die helle Fußsohle nach hinten gerichtet ist. Dieses Zeichen könnte Signalfunktion haben. Man wüßte gerne mehr darüber, unter welchen Umständen und wie oft die „frozen foot posture“ eingenommen wurde. — Abgesehen vom eigentlichen Zweck des Experimentes ergab die Konfrontation mit dem ausgestopften Leoparden eine ganze Reihe von

interessanten Beobachtungen an einer plötzlich in sehr große Erregung versetzten Schimpansengruppe. — Kritik an einigen Angaben über andere im Lebensraum des Schimpansen angetroffene Arten wäre kleinlich. Die 84 Fotos illustrieren den Text hervorragend. Das Literaturverzeichnis ist etwas kurz. Ein Index fehlt. Jedem an unseren nächsten Verwandten Interessierten kann man das Bändchen wärmstens empfehlen. HANS-JÜRG KUHN, Frankfurt a. M

BAUMANN, P.: **Tiere in geplanter Wildbahn.** Berlin: Safari-Verlag, 1972. 216 S., 8 Farbtaf., 85 Photos u. zahlr. Ktn. Ln. 26.80 DM.

Weite Bevölkerungskreise glauben noch immer, daß idealer Naturschutz auch in unserer Zeit völlige Abschirmung von Gebieten, Unterlassen jeglicher Eingriffe in diesen durch den Menschen bedeute. Der Wildbiologe weiß, daß bei solcher Haltung die Ziele unseres modernen Naturschutzes nicht erreicht werden, daß steuernde Eingriffe nach biologisch-ökologischer Forschung notwendig sind. In flüssiger Journalistik versteht es BAUMANN, an Hand von Beispielen aus Kanada, solche Notwendigkeiten einem breiten Leserkreis eindringlich zu veranschaulichen. Doch dieses Buch hat bei aller Geschicklichkeit der Darstellung für einen zu bejahenden Zweck bemerkenswerte Mängel in wissenschaftlicher Sicht. Dabei stören weniger gelegentliche Verwechslungen von Tierarten, der wissenschaftliche Sachkenner ist vielmehr betroffen von der sehr eigenwilligen und oft recht freizügigen Verwendung des wissenschaftlichen Quellenmaterials. W. HERRE, Kiel

BEKANNTMACHUNG

Einladung

Die Deutsche Gesellschaft für Säugetierkunde e. V. lädt zur 47. Hauptversammlung vom 1. bis 5. Oktober 1973 nach Erlangen und Nürnberg ein. Als Tagungsprogramm ist vorgesehen:

Montag, den 1. Oktober 1973:

Anreise, Gelegenheit zum Besuch des Zoologischen Gartens der Stadt Nürnberg, 17 Uhr Vorstandssitzung, 19 Uhr Begrüßungsabend im Restaurant Silberhorn, Erlangen, Wöhrstraße 13.

Dienstag, den 2. Oktober 1973:

Vormittags und nachmittags Vorträge im Zoologischen Institut der Universität Erlangen, Universitätsstraße 19. 17 Uhr Geschäftssitzung im Zoologischen Institut.

Mittwoch, den 3. Oktober 1973:

Vormittags und nachmittags Vorträge, abends Filmvorführungen.

Donnerstag, den 4. Oktober 1973:

Vormittags Vorträge, nachmittags Führung durch den Zoologischen Garten der Stadt Nürnberg.

Abends lädt Dr. KRAUS ins Zoorestaurant ein.

Freitag, den 5. Oktober 1973:

Ganztägige paläontologische Exkursion nach Solnhofen.

Alle Interessierten sind zu dieser Tagung herzlich eingeladen. Falls besondere persönliche Einladungen gewünscht werden, wird gebeten, sich mit dem 1. Vorsitzenden, Professor Dr. HANS FRICK, 8 München 2, Pettenkoferstraße 15, in Verbindung zu setzen.

Vorträge für diese Tagung, die in der Regel nicht länger als 15 Minuten sein sollen, können bis zum 15. Juli 1973 beim Geschäftsführer, Prof. Dr. HANS-JÜRG KUHN, Zentrum der Morphologie der Universität, 6 Frankfurt am Main 70, Theodor-Stern-Kai 7, angemeldet werden.

Den Mitgliedern der Gesellschaft und auf Anfrage allen Interessierten wird das detaillierte Programm Anfang August zugeschickt.

Mammals

C 22209 F

ZEITSCHRIFT FÜR SÄUGETIERKUNDE

ORGAN DER DEUTSCHEN GESELLSCHAFT FÜR SÄUGETIERKUNDE

38. BAND · HEFT 4

August 1973





VERLAG PAUL PAREY · HAMBURG UND BERLIN

Inhalt

This journal is covered by Biosciences Information Service of Biological Abstracts, by Current Contents (Series Agriculture, Biology and Environmental Sciences) of Institute for Scientific Information.

Dieses Heft enthält eine Beilage des Verlages Paul Parey

Die „Zeitschrift für Säugetierkunde" veröffentlicht Originalarbeiten aus dem Gesamtgebiet der Säugetierkunde, ferner Einzel- und Sammelreferate, Besprechungen der wichtigsten internationalen Literatur, kleine Mitteilungen und die Bekanntmachungen der „Deutschen Gesellschaft für Säugetierkunde", deren alleiniges Organ sie gleichzeitig ist. Die Veröffentlichungen erfolgen in deutscher, englischer oder französischer Originalfassung mit Zusammenfassung in mindestens zwei Sprachen.

Herausgeberschaft und Schriftleitung: Manuskriptsendungen sind zu richten an die Schriftleitung, z. Hd. Herrn Prof. Dr. Manfred Röhrs, Institut für Zoologie der Tierärztlichen Hochschule, 3000 Hannover, Bischofsholer Damm 15. Korrekturfahnen bitten wir z. Hd. Herrn Prof. Dr. Harald Schliemann, Zoologisches Institut und Zoologisches Museum der Universität, 2000 Hamburg 13, Papendamm 3, zurückzusenden.

Manuskripte: Es wird gebeten, die Manuskripte möglichst mit Schreibmaschine und nur einseitig zu beschreiben. Photographische Abbildungsvorlagen müssen so beschaffen sein, daß sie eine kontrastreiche Wiedergabe ermöglichen. Von der Beigabe umfangreicher Tabellen soll abgesehen werden. Alle dem Manuskript beiliegenden Unterlagen wie Photographien, Zeichnungen, Tabellen sollen auf der Rückseite mit dem Namen des Verfassers und dem Titel des Beitrages versehen sein. Bei Abbildungen aus bereits erfolgten Veröffentlichungen ist eine genaue Quellenangabe erforderlich. Jeder Originalarbeit ist eine Zusammenfassung der wichtigsten Ergebnisse von wenigen Zeilen in deutscher und englischer Sprache sowie eine englische Übersetzung des Titels anzufügen. Mit der Annahme des Manuskriptes erwirbt der Verlag das ausschließliche Verlagsrecht, und zwar auch für etwaige spätere Vervielfältigungen durch Nachdruck oder durch andere Verfahren wie Photokopie, Mikrokopie, Xerographie, Speicherung in Datenverarbeitungsanlagen u. a. Der Verlag ist berechtigt, das Vervielfältigungsrecht an Dritte zu vergeben und die Lizenzgebühren im Namen des Verfassers geltend zu machen und nach Maßgabe des zwischen der Inkassostelle für urheberrechtliche Vervielfältigungsgebühren und dem Bundesverband der Deutschen Industrie abgeschlossenen Gesamtvertrages vom 15. 7. 1970 zu behandeln.

Sonderdrucke: An Stelle einer Unkostenvergütung erhalten die Verfasser von Originalbeiträgen und Sammelreferaten 50 unberechnete Sonderdrucke. Mehrbedarf steht gegen Berechnung zur Verfügung, jedoch muß die Bestellung spätestens mit der Rücksendung der Korrekturfahnen erfolgen.

Erscheinungsweise und Bezugspreis: Die Zeitschrift erscheint alle 2 Monate; 6 Hefte bilden einen Band; jedes Heft umfaßt 4 Druckbogen. Der Abonnementspreis beträgt je Band 115,— DM zuzügl. amtl. Postgebühren. Das Abonnement verpflichtet zur Abnahme eines ganzen Bandes. Es verlängert sich stillschweigend, wenn nicht unmittelbar nach Erhalt des letzten Heftes eines Bandes Abbestellung erfolgt. Einzelbezugspreis der Hefte: 21,— DM. Die Preise verstehen sich im Inland einschließlich Mehrwertsteuer. Die Zeitschrift kann bei jeder Buchhandlung oder beim Verlag Paul Parey, Hamburg 1, Spitalerstraße 12, bestellt werden.

Die Mitglieder der „Deutschen Gesellschaft für Säugetierkunde" erhalten die Zeitschrift unberechnet im Rahmen des Mitgliedsbeitrages.

Z. Säugetierkunde 38 (1973), H. 4, S. 189—256
ASTM-Coden: ZSAEA7 38 (4), 189—256 (1973)

New Data on *Scotophilus gigas* Dobson, 1875 (Microchiroptera — Vespertilionidae)

By F. De Vree

Laboratorium voor Algemene Dierkunde, Rijksuniversitair Centrum Antwerpen, Belgium

Receipt of Ms. 5. 11. 1972

Introduction

So far as collecting is concerned *Scotophilus gigas* seems to be amongst the rarest bats. Yet in spite of this, it has a wide range in Africa. During the third belgian expedition to the Republic of Togo (de Vree and van der Straeten 1971) I captured a specimen of *Scotophilus gigas,* an adult male (KMMA 35027), on the 11th December 1969 near Borgou (10°46' N — 00°35' E). The animal was caught at dusk in a mist net, set over the bed of the Sansargou, a river that almost runs dry at that time of the year. It is a large specimen with a forearm of 85.5 mm, a total skull length (incisors included) of 33.3 mm and a weight of 83 g. The specimen from Borgou is the first recorded for the Republic of Togo and the third known specimen for West Africa.

Scotophilus gigas was described by Dobson (1875) from a single specimen from Lagos (Nigeria) and the only other West African example so far reported is from Richard-Toll in Senegal (Dorst 1960). Allen (1939) also listed this species from Ghana, but according to Rosevear (1965:296) there is no evidence that confirms it's occurrence in that country. Most recently Kock (1969) obtained three specimens at Kadugli in the Sudan. Up to now only twelve other examples have been recorded from Zaïre (Congo-Kinshasa) (Hayman 1957; Benoit 1958; Hayman et al. 1966), Malawi (Kershaw 1922), Rhodesia (Ellerman et al. 1953) and Mozambique (Dalquest 1965, 1966).

All recent collecting localities of this species, which was formerly (Rosevear 1953:88 and map 61) thought to be an inhabitant of the moist forest belt, suggest that new findings must be expected throughout the relatively dry woodlands and savannahs. Indeed, apart from the type specimen, said to have come from Lagos, this bat has never again been collected in the closed forest zone. As pointed out recently by Rosevear (1965:296) the exact origin of the type and the precise nature of its vegetational background are not clear. Moreover the other West African localities (Richard-Toll and Borgou) and Kadugli (Sudan) lie within the drier open-woodlands and savannahs of the Sudan type. The actual place of capture of the type may therefore well have been in the same vegetation zone.

Until recently the variation in size of *Scotophilus gigas* was very little known. This misled Dalquest (1965:258) to describe a new species from Mozambique, which he named *S. alvenslebeni* and which differed from *S. gigas* by its smaller size. He did so solely on published external measurements without actually having seen the type of *S. gigas.* Reexamination of the type and of the other British Museum's specimens of *gigas* showed *alvenslebeni* to be conspecific with *gigas* (Dalquest 1966:134).

However there has been a good deal of confusion over the forearm length of the

Z. Säugetierkunde 38 (1973) 189—196

ASTM-Coden: ZSAEA 7

type of *S. gigas*. The forearm of *S. gigas* was said to be about 85 mm in length by Ellerman et al. (1953:85), but also this figure was only based on Dobson's measurement of the type, being 3".4 or 86 mm (Dalquest (1966; Hayman 1967:102). Hayman's reexamination of the type proved it to have a forearm of only 80 mm and he concluded that Dobson's 3".4 is in all likelihood an error for 3".2. Yet formerly the same author (1957:44) quoted the type as having a forearm of 86 mm. Moreover, it is of interest to note in this connection, that some of the supplementary measurements given by Dobson (1878:262), particularly the length of the third metacarpal, 3".2, do not support entirely Hayman's view. In the absence of detailed remeasurement figures, this question needs further investigation.

As far as we know at present the forearm of *Scotophilus gigas* ranges from 68 to 87 mm (Kock 1969:204). According to Hayman (1967:102) the majority of the specimens now in the collections of the British Museum, have forearms under 80 mm in length. In recent literature however the forearm length of these specimens varies from 68 to 80 mm (Dalquest 1966), from 70 to 80 mm (Rosevear 1965:297) and from 75 to 80 mm (Hayman 1967:102). No forearm measurements of the Senegal and Zaïre material have ever been reported. Moreover, no detailed cranial measurements were published, except those for the Sudan and Mozambique specimens. In any case, the measurements currently available do not allow a proper analysis of the taxonomy of this species.

In order to complete the unsatisfactory knowledge of the variation in size of *Scotophilus gigas* most of the previously reported specimens were re-examined. The opportunity was taken to add to this report data of previously not recorded material from Zaïre. As a result, much additional information about the external and cranial measurements of this species became available.

Materials and Methods

I took advantage of a recent visit to the British Museum (Natural History) (BM) to measure the holotype and the other specimens of *Scotophilus gigas* and to compare them with the specimens in the collections of the Musée d'Histoire Naturelle in Paris (MHNP), the Senckenberg-Museum in Frankfurt (SMF), the Koninklijk Museum voor Midden-Africa in Tervuren (KMMA) and the Koninklijk Belgisch Instituut voor Natuurwetenschappen in Brussels (KBIN).

A total of 21 specimens has been examined:

Lagos (?), Nigeria: BM 72.10.24.5 (holotype) ♀ ad. (in alcohol, skull extracted) — Richard-Toll, Senegal: MHNP 1960–80 ♀ ad. (in alcohol, skull extracted) — Borgou, Togo: KMMA 35027 ♂ ad. (in alcohol, skull extracted) — Kadugli, Nuba Mts., Sudan: SMF 32785 ♀ ad. (skull only), SMF 32786 ♂ ad. and SMF 32787 ♀ ad. (in alcohol, skulls extracted) — Albertville, Zaïre: KMMA 22948 ♂ ad., KMMA 29294 ♀ ad., KMMA 29297 ♂ ad. and KBIN 14598 ♂ ad. (all in alcohol, skulls extracted); KMMA 31718 ♂ ad. (skin only); KMMA 29293 ♂ imm.; KMMA 29295 ♀ imm.; KMMA 29296 ♂ imm., KMMA 33585 ♀ subad. and KMMA 33586 ♀ subad. (all in alcohol) — Chiromo, Ruo, Malawi: BM 22.12.17.53 ♂ ad. and BM 22.12.17.54 ♀ ad. (skin and skull); BM 22.12.17.55 ♂ ad. (skull only) — Mtondo, Ruo, Malawi: BM 22.12.17.55a ♂ ad. (skin, skull damaged) — Odzi, Rhodesia: BM 47.7 ♂ ad. (skin and skull).

External and cranial measurements of the adult specimens as given in table 1 are taken with vernier callipers to the nearest tenth of a millimeter. The greatest length of the skull and the length of the mandible do not include the incisors. The length of the toothrows is measured from the anterior edge of the alveole of the canine to the posterior edge of the alveole of the third molar.

In order to simplify the tables the measurements are abbreviated as follows: length of forearm: Fa; length of third metacarpal: Metac. 3; greatest length of skull: Gsl; condylobasal length: Cbl; zygomatic width: Zyg; mastoid width: Mast; width of braincase: Brain; least interorbital width: Ior; length of upper toothrow: c — m^3; width across the upper canines: c^1 — c^1; width across the upper molars: m^3 — m^3; length of the mandible: Mand; length of lower toothrow: c — m_3.

Table 1

Measurements of *Scotophilus gigas* Dobson (in mm)

Museum and Reg. number	Sex	Fa	Metac. 3	Gsl	Cbl	Zyg	Mast	Brain	Ior	$c^1 - c^1$	$m^3 - m^3$	$c - m^3$	Mand	$c - m_3$	Locality
BM 72.10.24.5 holotype	♀	86.0	81.0	32.1	28.0	21.3	18.5	13.3	6.6	10.8	13.3	10.9	22.9	12.6	Nigeria
MNHP 1960–80	♀	86.5	81.5	30.2	27.0	20.9	17.0	13.1	6.9	10.3	13.0	10.5	22.2	12.2	Senegal
KMMA 35027	♂	85.5	81.0	31.2	27.0	20.5	17.1	13.1	6.4	10.5	12.8	10.7	22.6	12.5	Togo
SMF 32787	♀	88.0	82.5	30.4	27.5	20.5	18.1	12.9	6.9	10.3	12.8	10.7	22.7	12.0	Sudan
SMF 32786	♂	83.5	77.5	30.1	26.8	—	17.3	13.1	6.6	10.2	12.2	10.5	22.2	12.0	„
SMF 32785	♂	—	—	30.0	26.5	19.8	17.3	12.4	6.4	9.8	12.2	10.3	21.9	11.8	„
KMMA 22948	♂	82.5	78.0	29.0	25.9	20.5	17.3	12.8	6.8	10.2	12.5	9.9	21.5	11.4	Zaïre
KMMA 29294	♀	84.0	80.0	28.5	25.6	20.8	17.8	13.0	6.7	10.4	13.0	10.0	21.4	11.2	„
KMMA 29297	♂	80.5	77.0	29.1	25.8	20.6	17.6	12.6	6.4	10.5	12.9	10.0	21.5	11.5	„
KMMA 31718	♂	80.0	76.0	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	„
KBIN 14598	♂	81.0	77.0	29.5	25.8	21.3	17.2	13.0	6.6	10.5	13.0	10.1	21.5	11.5	„
BM 22.12.17.53	♂	78.0	75.0	29.3	25.7	20.5	17.1	12.8	6.4	10.5	12.7	10.1	21.4	11.3	Malawi
BM 22.12.17.54	♀	80.5	77.0	28.9	25.5	—	17.2	12.8	6.5	10.5	12.6	9.9	21.0	11.2	„
BM 22.12.17.55	♂	—	—	29.4	25.6	20.5	17.4	13.0	6.6	10.2	12.8	9.9	21.1	11.2	„
BM 22.12.17.55a	♂	77.5	73.0	—	—	—	—	—	—	10.3	12.5	9.9	—	11.2	„
BM 47.7	♂	—	73.0	30.4	26.3	20.6	17.9	13.2	6.5	10.4	12.8	9.8	21.6	11.2	Rhodesia

Table 2

Mean and range for external and cranial measurements of *Scotophilus gigas* and comparison of the sexes

	♂♂ + ♀♀			♂♂			♀♀		
	n	M	min. — max.	n	M	min. — max.	n	M	min. — max.
Fa	13	82.6	77.5—88.0	8	81.1	77.5—85.5	5	85.0	80.5—88.0
Metac. 3	14	77.8	73.0—82.5	9	76.4	73.0—81.0	5	80.4	77.0—82.5
Gsl	14	29.9	28.5—32.1	9	29.8	29.0—31.2	5	30.0	28.5—32.1
Cbl	14	26.4	25.5—28.0	9	26.2	25.6—27.0	5	26.7	25.5—28.0
Zyg	12	20.6	19.8—21.3	8	20.5	19.8—21.3	4	20.9	20.5—21.3
Mast	14	17.5	17.0—18.6	9	17.3	17.1—17.6	5	17.7	17.0—18.6
Brain	14	12.9	12.4—13.3	9	12.9	12.4—13.1	5	13.0	12.8—13.3
Ior	14	6.6	6.6— 6.9	9	6.5	6.4— 6.8	5	6.7	6.5— 6.9
c^1—c^1	15	10.4	9.8—10.8	10	10.3	9.8—10.5	5	10.5	10.3—10.8
m^3—m^3	15	12.7	12.2—13.3	10	12.6	12.2—13.0	5	12.9	12.6—13.3
c—m^3	15	10.2	9.8—10.9	10	10.1	9.8—10.7	5	10.4	9.9—10.9
Mand	14	21.8	21.0—22.9	9	21.7	21.1—22.6	5	22.0	22.0—22.9
c—m_3	15	11.6	11.2—12.6	10	11.6	11.2—12.5	5	11.8	11.2—12.6

Reexamination of the type specimen

The type, an adult female preserved in alcohol, is in good condition and still corresponds closely to the description of Dobson (1875:122—123). The skull is intact, except left m^2 and m^3, which are slightly damaged at the external face.

The external measurements of Dobson (1875, 1878) do accord with those of the type specimen today. As regards the components of the wing the type description figures (given in brackets) correspond closely with the remeasurement figures given here: length of: forearm 86 (3".4 or 86 mm), third finger 145.5 (5".75 or 146 mm), third metacarpal 81 (3".2 or 81 mm), fifth finger 104 (4".15 or 105 mm), fifth metacarpal 75 (2".9 or 74 mm).

However as to the length of the forearm I found the type to be an abnormal animal. Indeed the left forearm measures 86 mm, whereas the rigth one only 80 mm. This probably accounts for the divergent figures given by different authors. Yet, all evidence points to the fact that the right forearm is abnormal. In the first place the right radius is somewhat distorted near its distal end. Moreover, the third metacarpal measures 81 mm on both sides; since the length of this bone has an average of 4 to 5 mm less than that of the forearm in the other specimens I measured (see table 1), one can expect a forearm length in the order of 85 or 86 mm. Dobson undoubtedly measured the left forearm and it seems likely that he noticed the anomaly of the right forearm, without mentioning it. It may be concluded that in this case the exact length of the forearm of the type, is that measured on the left forearm, thus 86 mm.

The cranial measurements of the type specimen are given in table 1. Since the width across the molars could not be measured accurately, due to the damaged left m^3, I quoted this measurement from ROSEVEAR (1965:297).

Size variation

The limits of measurements of *Scotophilus gigas* as known at present from 16 adult specimens, which were available to me, are given in table 2. I did not examine the Mozambique specimen, but the measurements given by DALQUEST (1965:258), fall within the range of variation.

The length of the forearm varies from 77 to 88 mm. The most striking difference with the size range of this species as given by previous authors lies in the lower limit of this measurement. As I mentioned earlier there is considerable confusion in the literature concerning the lower limit of the forearm range of the British Museum's specimens. This is due to the fact that the forearms of specimen BM 47.7 from Odzi (Rhodesia) have been removed during preparation of the skin; the forearm length was consequently based on the collector's measurement, mentioned on the label: "c. 68 from relaxed skin". However the length of the third digit metacarpal, which is 73 mm, suggests that the forearm was much longer than 68, since in all of the measured specimens the forearm length exceeds the length of the third metacarpal. As compared with the other specimens, this means that the forearm of BM 47.7 measured 77 or 78 mm and it seems likely that the collector's 68 is an error for 78.

The Zaïre material of the Koninklijk Museum voor Midden-Afrika includes two subadult and three immature specimens. Their forearm length and the length of the third metacarpal (in brackets) are: KMMA 33585 ♀ subad.: 81 (76); KMMA 33586 ♀ subad.: 81 (77); KMMA 29293 ♂ imm.: 77 (64); KMMA 29295 ♀ imm.: 78 (65); KMMA 29296 ♂ imm.: 73 (61).

Sexual dimorphism

The material at present available indicates that the females have larger forearm measurements than the males. Considering both east and west African specimens the range of the forearm length is given in table 2; it show the females as being on the average 4 mm longer than the males.

In his account on *Scotophilus gigas* from the Sudan, KOCK (1969: 204) stated that the female specimen is the largest in external measurements, but not in cranial measurements. Reexamination of these specimens does not offer confirmation of this statement, since the Sudan female has a larger forearm and also a larger skull than the two males from that country (see table 1).

The measurements of the present material do not reveal any significant cranial differences between the sexes. The absolute ranges are in most cases very similar, but as regards averages the females are a trifle larger than the males (see table 2). However in the Zaïre and Malawi females the cranial length parameters are smaller than in the males of the corresponding localities. It is clear that a much larger number of specimens is required to point out the existence of a difference in skull size between the sexes.

Discussion

In both body and cranial measurements the Togo male is one of the largest animals. It conforms closely with the type from Nigeria and with the Senegal example. It

can be seen that the specimens from the Sudan are clearly in agreement with the west African specimens, while the specimens from Zaïre and Malawi clearly range much smaller and do not differ significantly from each other. While it is true that an overlap exists between the Zaïre and Sudan animals in the length of the forearm, this overlap is very slight and is probably due to sexual dimorphism.

The skulls on the contrary are significantly different, especially in the length measurements. Indeed, as regards these skull measurements, the Zaïre specimens lie in an appreciably lower range and are obviously in the same class as those from Malawi.

Based on the material at present available for measurement the specimens from the Zaïre-Malawi-Rhodesia-Mozambique region seem to be sufficiently distinct and provisionally merit differentiation as an eastern subspecies: *Scotophilus gigas alvenslebeni* Dalquest. The range of size of the west African and Sudan specimens, which represent the typical race *Scotophilus gigas gigas* Dobson, is given in table 3. The external measurements and the cranial length parameters of *alvenslebeni* are significantly smaller both in range and mean.

But, apart from size, there is one constant structural difference in the skull, which can be used to separate the two subspecies: the dorsal outline of the nasal emargination. In all *alvenslebeni* specimens this is U-shaped; in all *gigas* examples on the contrary this emargination is relatively smaller and nearly V-shaped (see

Table 3

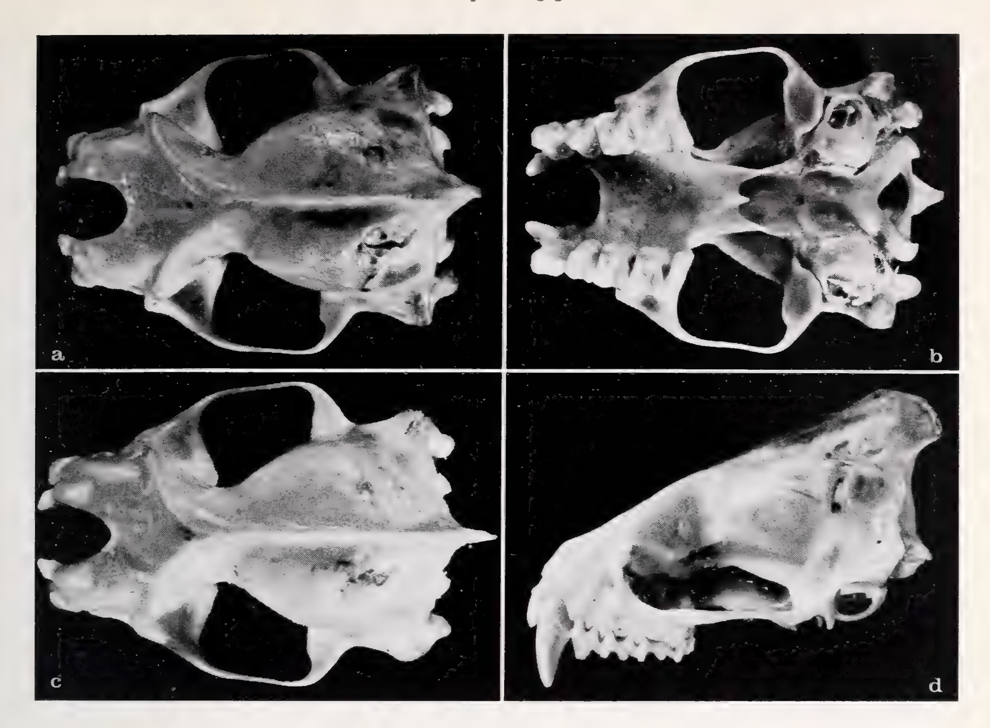
Comparison of measurements of *Scotophilus gigas gigas* and *S. g. alvenslebeni*

	gigas			*alvenslebeni*		
	n	M	min. — max.	n	M	min. — max.
Fa	5	85.9	83.5—88.0	8	80.5	77.5—84.0
Metac. 3	5	80.7	77.5—82.5	9	76.2	73.0—78.0
Gsl	6	30.7	30.0—32.1	8	29.3	28.5—30.4
Cbl	6	27.1	26.5—28.0	8	25.8	25.5—26.3
Zyg	5	20.6	19.8—21.3	7	20.7	20.5—21.3
Mast	6	17.5	17.0—18.5	8	17.4	17.1—17.9
Brain	6	13.0	12.4—13.3	8	12.9	12.8—13.2
Ior	6	6.6	6.4— 6.9	8	6.6	6.4— 6.8
$c^1—c^1$	6	10.3	9.8—10.8	9	10.4	10.2—10.5
$m^3—m^3$	6	12.7	12.2—13.3	9	12.7	12.5—13.0
$c—m^3$	6	10.6	10.3—10.9	9	10.0	9.8—10.1
Mand	6	22.4	21.9—22.9	8	21.4	21.0—21.5
$c—m_3$	6	12.2	11.8—12.6	9	11.3	11.2—11.5

Table 4

Comparison of cranial ratios of *Scotophilus gigas gigas* and *S. g. alvenslebeni*

	gigas			*alvenslebeni*		
	n	M	min. — max.	n	M	min. — max.
Zyg/Cbl	5	75.7	74.5—77.4	7	80.1	78.3— 82.5
Mast/Cbl	6	64.6	63.0—66.0	8	67.6	66.5— 69.5
Brain/Cbl	6	47.8	46.8—48.9	8	50.0	48.8— 50.8
$m^3—m^3$/Cbl	6	46.8	45.5—48.1	8	49.6	48.3— 50.8
$c—m^3/m^3—m^3$	6	83.4	80.8—86.1	9	78.1	76.6— 79.5
$c^1—c^1/c—m^3$	6	97.3	95.1—99.1	9	104.3	103.0—106.1



Crania of *Scotophilus gigas* — *a, b, d: S. g. alvenslebeni,* KMMA 29297 ♂ — *c: S. g. gigas,* KMMA 35027 ♂. (ca. 2 × orig. size)

figure). Moreover several cranial ratios, such as zygomatic width / condylobasal length, $m^3 - m^3$ / condylobasal length, mastoid width / condylobasal length, width of braincase / condylobasal length, $c - m^3$ / $m^3 - m^3$ and $c^1 - c^1$ / $c - m^3$ differ significantly and are valid characters to separate the two proposed subspecies (see table 4).

It is however not possible to distinguish between the two subspecies using colour as a criterion. There is a considerable variation in colour, but as far as can be established from alcohol specimens the pelage of the back in *gigas* is in general a shade lighter than in *alvenslebeni.* The belly fur is yellowish white in *gigas,* but in *alvenslebeni* it ranges from white, through pale yellowish to red-brownish.

From a comparison of the specimens known so far it does seem that there are two really distinct forms. Whether the observed differences are on the subspecific or specific level remains for the moment to be solved. Although in my opinion the cranial differences are important enough to justify eventually a specific separation, I still propose provisionally, awaiting the advent of more adequate material, to regard *alvenslebeni* as a smaller race of *gigas.*

Acknowledgements

I wish to thank J. E. Hill for facilities to study the holotype and other specimens in the collection of the British Museum (Natural History). I am also much indebted to Prof. J. Dorst of the Musée d'Histoise Naturelle (Paris), Dr. H. Felten of the Senckenberg Museum (Frankfurt), Dr. X. Misonne of the Koninklijk Belgisch Institut voor Natuurwetenschappen (Brussels) and Dr. M. Poll and Dr. Thys van den Audenaerde of the Koninklijk Museum voor Midden-Afrika (Tervuren) for the loan of specimens in their care. National Science Foundation Grant enabled me to visit the British Museum.

Summary

The cranial and external measurements of twenty-one specimens of *Scotophilus gigas*, including the holotype and most of the hitherto reported specimens, were analysed to establish the range of size variation as well as the sexual variation. The taxonomy of the species is discussed and it is proposed that the specimens from Zaïre, Malawi, Rhodesia and Mozambique may be provisionally differentiated as a subspecies, *S. gigas alvenslebeni* Dalquest.

Zusammenfassung

Neue Daten über Scotophilus gigas Dobson, 1875

Schädel- und äußere Maße von 21 Exemplaren von *Scotophilus gigas* wurden analysiert, um das Ausmaß der Größenvariaten und der Geschlechtsunterschiede festzustellen; zu dem untersuchten Material gehören der Holotypus und die meisten bisher beschriebenen Exemplare. Die Taxonomie der Exemplare wird diskutiert, und es wird vorgeschlagen, die Exemplare von Zaïre, Malawi, Rhodesien und Mozambique provisorisch als Unterart zu differenzieren: *S. gigas alvenslebeni* Dalquest.

Résumé

Nouvelles-donnees sur Scotophilus gigas Dobson, 1875

Les mensurations crâniennes et corporelles de vingt et un spécimens de *Scotophilus gigas*, y compris le type et la plupart des spécimens antérieurement signalés, ont été analysées à fin de pouvoir déterminer la variation et le dimorphisme sexuel. La taxonomie de cette espèce est discutée et en conclusion il est proposé de considérer provisoirement les spécimens provenant de Zaïre, Malawi, Rhodésie et Mozambique comme une race orientale *S. g. alvenslebeni* Dalquest.

Literature

Allen, G. M. (1953): A checklist of african mammals. Bull. Mus. comp. Zool. **83**, 1—763.

Benoit, P. (1958): Contribution à l'étude des Spinturnicidae du Congo Belge (Acarina-Mesostigmata). Rev. Zool. Bot. afr. **57**, 96—100.

Dalquest, W. (1965): Mammals from the Save River, Mozambique, with description of two new bats. J. Mamm. **46**, 254—264.

— (1966): *Scotophilus alvenslebeni* Dalquest a synonym of *Scotophilus gigas* Dobson. J. Mamm. **47**, 134.

De Vree, F.; van der Straeten, E. (1971): Contribution à l'étude des Chiroptères de la République du Togo. 3. Liste préliminaire des Chiroptères récoltés par la troisième Mission zoologique belge au Togo. Rev. Zool. Bot. afr. **83**, 159—164.

Dobson, G. E. (1875): Description of a very large species of *Scotophilus* from Western Africa. Ann. Mag. nat. Hist. **16**, 122—123.

— (1878): Catalogue of the Chiroptera in the collection of the British Museum. London.

Dorst, J. (1960): A propos de quelques chiroptères du Sénégal et description d'une forme nouvelle du genre *Pipistrellus*. Bull. Mus. nat. Hist. nat. Paris (for 1959) **31**, 471—474.

Ellerman, J. R.; Morrison-Scott, T. C. S.; Hayman, R. W. (1953): Southern African Mammals 1758 to 1951. Brit. Mus. (Nat. Hist.) London.

Hayman, R. W. (1957): Further notes on African bats. Rev. Zool. Bot. afr. **56**, 41—45.

— (1967): Preliminary identification manual for African mammals. 11. Chiroptera. Smithsonian Institution, U. S. natl. Mus., Washington.

Hayman, R. W.; Misonne, X.; Verheyen, W. (1966): The bats of the Congo and of Rwanda and Burundi. Ann. Mus. r. Afr. Centr., ser. in — 8°, Sci. zool. **154**.

Kershaw, P. S. (1922): On a collection of mammals from Chiromo and Cholo, Ruo, Nyasaland, made by Mr. Rodney C. Wood, with field notes by the collector. Ann. Mag. nat. Hist. **10**, 177—192.

Kock, D. (1969): Die Fledermaus-Fauna des Sudan (Mammalia, Chiroptera). Abh. senckenberg. naturforsch. Ges. **521**.

Rosevear D. R. (1953): Checklist and atlas of Nigerian mammals, with a foreword on vegetation. Lagos.

— (1965): The bats of West Africa. Brit. Mus. (Nat. Hist.), London.

Author's address: Dr. Frits De Vree, Laboratorium voor Algemene Dierkunde, Rijksuniversitair Centrum Antwerpen, 2020 Antwerpen, Groenenborgerlaan 171, Belgium

Zur Bionomie des Gartenschläfers *Eliomys quercinus denticulatus* Ranck, 1968 aus Libyen

Von Herman Kahmann und Gesine Thoms[1]

Eingang des Ms. 13. 10. 1972

Aus dem Süden Libyens (Fezzan) ist der Gartenschläfer erst in jüngerer Zeit bekannt geworden (Ranck 1968). Durch die Freundlichkeit von Herrn Dr. H. Felten, Frankfurt (Senckenberg-Museum), war es möglich, die Paratypoide der neuen Unterart zu sehen, über welche *in der Originalarbeit keine oder kaum Angaben gemacht werden.*

Alle vorliegenden Exemplare sind jung (4) oder jugendlich (1), und dieses dürfte bei vorsichtiger Benutzung von Erfahrungen an den Unterarten *tunetae* (Djebel Sidi Abiod/Cap Bon, Tunesien) und *ophiusae* (Insel Formentera/Pityusen, Spanien) kaum älter als 120 Tage sein, müßte also im Vergleich mit einer *quercinus*-Population aus dem Fichtelgebirge in Bayern (BRD) als Juv. bezeichnet werden (Kahmann und Staudenmayer 1970, 102; Kahmann und Tiefenbacher 1970, 99). Tabelle 1 enthält wissenswerte Einzelheiten.

Die Abmessung 26 mm für HF des Exemplars 322 755 ist für das Altersbild zu groß und sicherlich ein lapsus plumae des Sammlers: am Balg lassen sich höchstens 22 mm nachmessen.

Die Exemplare der Reihe sind jungwüchsig. Ein Vergleichen mit Gartenschläfern anderer Unterart ist schwierig. Denn in Sammlungen fehlen fast durchgängig junge Schläfer, und in Veröffentlichungen wird ihrer vielfach nicht gedacht. Es will oft scheinen, als betrachte man nicht erwachsene Individuen für eine biometrische Untersuchung als wertlos. Und das ist schade! Vermag doch auch die Jugendentwicklung manchen für eine Art charakteristischen Wesenszug zu enthüllen. Es sind daher nur wenig Unterlagen, welche sich für eine Gegenüberstellung verwenden lassen. Das Diagramm der Abbildung 1 soll dabei helfen. Darin sind die jungen Gartenschläfer der *denticulatus*-Reihe bezüglich KRS- und KR-Länge und dem Bild des Zahnwachstums mit Unterlagen verglichen, welche sich auf den Verlauf der Jugendentwicklung in einer Population des *quercinus*-Gartenschläfers aus dem Fichtelgebirge beziehen (BRD: Bayern). Die beiden Kurvengruppen zeigen das zeitbestimmte Wachstum eines durch Kurzschwänzigkeit charakterisierten Wurfes (n = 4) aus dem Monat Mai, in den ersten Lebenswochen bis zum Ende des Zahnwechsels. Ebenso ist der mittlere Zeitbereich für den 1. Haarwechsel (Jugendhaarung: Kahmann und Tiefenbacher 1970, 90) in das Diagramm eingefügt worden. Der Zeitverlauf von Zahnwachstum (M^3) und Zahnwechsel (p^4/P^4) wurde als „Abszisse“ für die Einfügung von Bezugswerten von jungen Schläfern anderer Unterarten benutzt, neben *denticulatus: dalmaticus, pallidus, munbyanus-quercinus,* obschon dieser nicht zu dem schwarzschwänzigen Formenkreis gehört *(melanurus*-Gruppe: Niethammer 1959, 39), aber aus einem anderen Grund als afrikanische Lebensform der Art wichtig ist. Leider gibt es zu der Reihe des aus Rio de Oro genannten *occidentalis*-Gartenschläfers des Museums in Berlin (DDR) keinerlei Abmessungen, so daß diese hier für einen Vergleich besonders interessierende Unterart nicht herangezogen werden konnte.

[1] Mit Unterstützung der Deutschen Forschungsgemeinschaft.

Z. Säugetierkunde 38 (1973) 197—208

ASTM-Coden: ZSAEA 7

Tabelle 1

(Abmessungen: Ranck, Washington)

No U. S. N. M.	Örtlichkeit	Datum	KR (mm)	S (mm)	S % (mm)	HF (mm)	O (mm)	HK	HW	M3	ZW (Oberkiefer)
322753 ♀	juv. Temenhint	8. 12. 61	62	73	117	22	20	J	—	uS	
322754 ♀	juv. Temenhint	9. 12. 61	77	76	98,5	23	20	J	—	uS	
322755 ♀	juv. Temenhint	9. 12. 61	79	75	95	26	19	J	—	uS	
322756 ♀	juv. Murzuk	4. 1. 62	78	83	106	22	23	J	+[1]	MZR	P^4 sichtbar unter p^4
322758 ♂	Juv. Goddua	23. 1. 62	104	96	92,5	27	24	Ü	+[2]	DZR	P^4 ist eingereiht
322757 ♀	? El Gatrun	11. 1. 62	98	115	117	25	24	Nicht gesehen: Typus			

[1] 1. sublateraler HW. — [2] 2. sublateraler HW = Zwischenhaarwechsel. — KR = Kopf-Rumpflänge, S = Schwanzlänge, S % = S in % der KR, HF = Hinterfußlänge, O = Ohrlänge, HK = Haarkleid, HW = Haarwechsel, ZW = Zahnwechsel, J = Jugendtracht, Ü = Übergangstracht, uS = unter Knochenspongiosa, MZR = Milchzahnreihe vollständig, DZR = Dauerzahnreihe vollständig.

Nicht ohne Gewinn sind in dem Diagramm der Abbildung 1 KR- und KRS-Länge gegenübergestellt worden. Nur so tritt die viel größere Einheitlichkeit der ersteren bei gleichem Zahnwachstumsbild hervor. Die Werte scharen sich enger, abgesehen von denen der *denticulatus*-Unterart, die (hier) im Körperwuchs nachsteht. Stellt man den Vergleich auf die Grundlage der Gesamtlänge (KRS), dann hebt die etwas höhere absolute S-Länge den *denticulatus*-Schläfer in das Kurvenbild hinein. Wie sehr diese Längenabmessung die Größenordnung bestimmt, zeigt sich aber an der *munbyanus-quercinus*-Unterart, die sich in zwei getrennten Positionen einfügt, wegen merklich verschiedener S-Länge in der KRS-Summe: n = 2 von Tetuan/Marokko mit 104 — 104 mm (von Lehmann 1969, 16) und n = 3 von Guelt-es-Stel/Algerien mit 77—77—74 mm (gemessen: Dr. K. Jordan, B. M. L. No. 12. 6. 12., 58—60), wogegen die Individuen von den beiden Örtlichkeiten in der KR-Länge ohne weiteres vergleichbar sind (Marokko: 87 — 88 mm; Algerien: 84—84—85 mm). Verschiedenheit in der S-Länge zwischen Populationen der gleichen Unterart ist nicht ungewöhnlich. Sie kann sogar innerhalb derselben Popu-

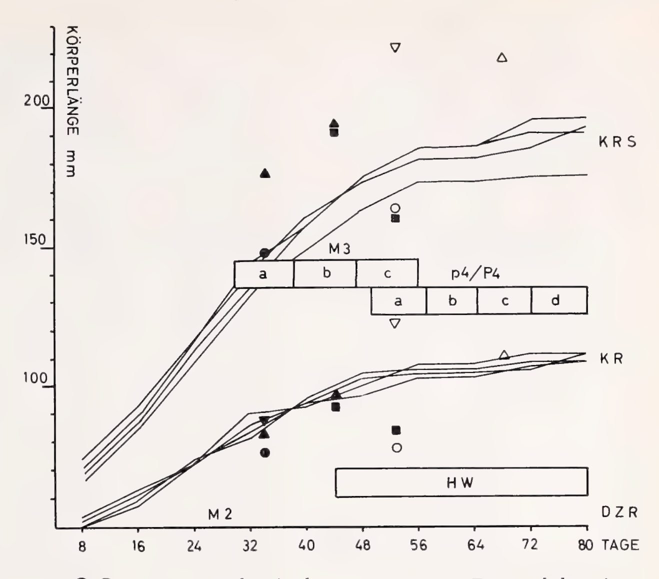


Abb. 1. Eliomys q. quercinus. Wachstum von 4 jungen Gartenschläfern aus einer Population im Fichtelgebirge (Bayern). Unten: Kopf-Rumpf-Wachstum (KR). Oben: Kopf-Rumpf-Schwanz-Wachstum (KRS). M 2 = der 2. Backenzahn ist eingereiht, M 3 = mittleres Wachstum des 3. Backenzahns: a noch unter der Knochenspongiosa, b noch unter dem Zahnfleisch, c ± eingereiht, p4/P4 = mittlerer Zahnwechselablauf: a P4 gerade unter p4 sichtbar, b p4 reitet auf P4, c p4 ist abgestoßen, d P4 ± eingereiht, DZR = Dauerzahnreihe vollständig, HW = mittlerer Zeitbereich für die 1. sublaterale Haarung: Jugendhaarwechsel. Zeichenerläuterung (Erklärung im Text): ●○ = *E. q. denticulatus,* ▲△ = *E. q. dalmaticus* ■ = *E. q. munbyanus-quercinus,* ▼▽ = *E. q. pallidus.* Schwarz = Zahnwachstum-bezogen. Weiß = Zahnwechsel-bezogen. Mit Ausnahme von o $\bar{x}$ aus wenigstens 2 Exemplaren

lation auffällig sein (Kahmann und Staudenmayer 1969, 105, *quercinus*-Unterart; Kahmann und Thoms unveröff., *tunetae*-Unterart).

Wichtig ist der Hinweis, daß die auf Grund gleichen Bildes der Bezahnung in das Diagramm des *quercinus*-Wachstums projizierten Individuen anderer Unterartenzugehörigkeit sich auch in das Zeitbild des Haarens einfügen: *dalmaticus* mit ausklingendem, *pallidus* mit beginnendem Jugendhaarwechsel. *Keinesfalls jedoch darf das absolute Alter (Abszisse) auf die Vergleichsunterlagen bezogen werden!* Das sei ausdrücklich gesagt. Erst wenn es Gewißheit gibt, daß der Zeitbezug für Zahnwachstum- und -wechsel und für die Jugendhaarung im genetischen Gefüge der Gattung verankert ist, würde der Altersbezug auf der Abszisse auch für andere Unterarten als *quercinus* Gültigkeit haben, unabhängig von deren unterschiedlichem Längenwachstum.

Und dieses unterschiedliche Längenwachstum (hier: KR-Länge) kann noch als Ergänzung zu dem Diagramm in seinen Variationsweiten festgehalten werden; Zahnbild wie M^3 uS und älter in Tabelle 1: *dalmaticus* 77—89 mm, *ophiusae* 100—108 mm, *pallidus* 85—87 mm, *sardus* 77—90 mm, und dazu *quercinus* aus Deutschland 88 bis 98 mm, aus Frankreich 78—90 mm, aus Italien 79—91 mm, aus Österreich 79—90 mm, aus der Schweiz 70—80 mm, aus Spanien 80—92 mm, endlich aus Nordafrika *(munbyanus)* 87—88 mm. Zahnbild wie MZR in Tabelle 1: *lusitanicus* 112 mm, *ophiusae* 118—130 mm, *pallidus* 112—120 mm, und dazu *quercinus* aus Deutschland 95 bis 117 mm, aus Frankreich 93—99 mm, aus Italien 103—106 mm, aus Österreich 100 bis 104 mm. Die also noch im Zahnwachstum stehenden *denticulatus*-Gartenschläfer fügen sich den Minima der durch eine vergleichbare mittlere Körpergröße (nicht: *lusitanicus, ophiusae)* ausgezeichneten Unarten ein: *dalmaticus, sardus, quercinus.* Anders das im Zahn- und beginnenden Haarwechsel stehende Individuum. Es ist für seinen fortgeschrittenen Entwicklungszustand klein.

Leider fehlen zu den libyschen Gartenschläfern aus dem Fezzan Angaben über das Körpergewicht, welches unbedingt bei einer bionomischen Gliederung hätte von Wert sein können.

Von der Färbung gibt Ranck (1968) eine ins einzelne gehende Beschreibung für

Tabelle 2

(Abmessungen: Kahmann, München)

No U.S.N.M.	mm													g
	GSL	CBL	oZ	HKB	JB	I	SKH	BSH	L	Bulla vB	hB	H	H %	Gewicht
322 753 juv.	25,7	23,2	u MZR	13,2	14,2	4,0	8,8	11,5	8,4	5,3	3,8	2,7	23,4	0,237
322 754 juv.	25,3	23,0	u MZR	13,5	14,1	4,2	9,3	11,5	8,5	5,5	3,8	2,6	22,0	0,232
322 755 juv.	25,4	23,0	u MZR	13,5	14,2	4,0	8,9	11,7	8,3	5,5	3,9	2,8	23,9	0,231
322 756 juv.	28,0	25,1	MZR	14,6	15,2	4,2	9,6	12,0	9,3	5,8	4,6	2,4	24,2	0,404
322 758 Juv.	30,7	28,5	4,7	15,6	18,1	4,3	10,0	13,2	10,1	6,6	5,0	3,2	24,2	0,678
322 757 Typ	31,2		4,5		17,6	4,3			10,5					

(Typus nicht gesehen. Abmessungen Ranck, Washington)

GSL = Größte Schädellänge, CBL = Condylobasallänge, oZ = obere Zahnreihenlänge, HKB = Gehirnkapselbreite, JB = Jochbogenbreite, I = Interorbitalbreite, SKH = Schädelkapselhöhe (Sphenobasion), BSH = Schädelhöhe (Bulla), Bulla: L = Länge, vB = Vordere Breite, hB = Hintere Breite, H = Höhe, H % = Höhe als % der BSH. Die Messungsabstände entsprechen jenen des Schemas in Dulic und Felten 1962, 419.

den Holotypus. Die Juv.-Exemplare in Tabelle 1 haben das graue, in diesem Fall hellere, Jugendkleid, wie es sich aus dem heranwachsenden Nestlingshaar ergibt. Es stimmt sehr gut mit dem junger Schläfer der Unterart *occidentalis* aus Rio de Oro überein (z. B. Z. M. B. No. 42 461, 42 462), und läßt sich noch gut mit jenem des Giganten unter den Gartenschläfern, der Form *ophiusae* von der Insel Formentera, vergleichen (z. B. S. K. M. No. 4 068). Davon ist auch der Jungschläfer mit an den Flanken beginnendem Jugendhaarwechsel (Abb. 1:o) nicht ausgenommen. Das Jugendkleid anderer Unterarten ist brauntöniger, trotz allem Grau (z. B. *pallidus, quercinus, sardus*). Das Haarkleid des Juv.-Exemplares läßt sich dagegen wegen der rückenwärts fortgeschrittenen Haarung (Zwischenhaarwechsel) weniger gut einreihen, da das Haar großflächig noch im Heranwachsen ist. Bäuchlings entspricht die Färbung jener *erwachsener* Individuen aus der Rio-de-Oro-Reihe (z. B. Z. M. B. No. 35 377). Das reine Schwarz auf der Schwanzober- (OS) und -unterseite (US) erreicht nicht ganz die Ausbreitung wie bei dem *occidentalis*-Schläfer: *denticulatus* OS 61,0 % — US 63,8 %; *tunetae* OS 74,3 % — US 78,5 %; *occidentalis* OS 81,3 % — US 82,0 %. Oberseits weniger, unterseits mehr, überragen die weißen Haare das Schwanzende bei diesen afrikanischen Unterarten und bilden eine weiße Schwanzspitze.

Die beiden Haarwechselbilder, Jugendhaarung und Zwischenhaarung, fügen sich zwanglos in die von der Unterart *quercinus* bekannten Sequenzen ein. Bemerkenswert ist die Jahreszeit, aus der die haarenden Individuen stammen: Januar, einem Monat des Wüstenwinters, wo „night-time

Tabelle 3

(Abmessungen: Kahmann, München)

Unterart	No	Sammlung	CBL	JB	SKH	Alter Tag	Zahnreihe nach Abb. 1
			melanurus-Gruppe				
occidentalis	33 379	Z. M. B.	28,0	17,2	9,5		p^4/P^4 b
	42 461	„	26,4	16,4	9,6		p^4/P^4 d
tunetae	2 565	S. K. M.	26,5		9,5		p^4/P^4 c
			lusitanicus-Gruppe				
dalmaticus	66,398	M. K. B.		15,7	9,4		M^3 a
	66,399	„	25,5	16,1	9,8		M^3 a
	66,400	„	26,3	16,4	9,2		M^3 a
	66,401	„	26,5	16,7			M^3 a
	66,402	„	26,5	17,5	10,0		M^3 a
	66,403	„	25,3	15,9	10,0		M^3 a
	66,494	„	26,4	17,3	9,7		M^3 a
	47,1081	B. M. L.	29,0	18,5	10,0		p^4/P^4 c
liparensis	19 341	S. M. F.	27,6	15,4	9,8		M^3 b
lusitanicus	11. 1. 1. 108	B. M. L.	29,4	18,0	10,3		p^4/P^4 b
ophiusae	4 068	S. K. M.	28,8				M^3 a
	4 064	„	30,4				M^3 b
	4 065	„	29,8				M^3 b
	4 057	„	32.7				M^3 ± c
	5 010	„	33,7	19,5	10,4		p^4/P^4 b
	5 011	„	33,9	19,9	10,4		p^4/P^4 b
	5 012	„	33,7	19,5	10,7		p^4/P^4 b
	5 014	„	34,7	19,6	10,9		$p/^4P^4$ c
	5 013	„	34,5	19,9	10,9		p^4/P^4 d
pallidus	6 399	Z. M. F.	24,6	15,3	9,4		M^3 a
	6 400	„	24,9	14,8	9,8		M^3 a
	6. 8. 4. 2	B. M. L.	27,5		10,0		p^4/P^4 a
	2 502	S. K. M.	30,0	18,4	10,4		p^4/P^4 a
sardus	6 404	Z. M. F.	27,1	16,6	10,0		M^3 a
	5 947	M. S. N. G.	24,3	15,3	9,4		M^3 a

Fortsetzung Tabelle 3

			quercinus-Gruppe					
quercinus	1 356	S. K. M.	27,7		10,2	50	M^3	b
Bayern	El 1	„	27,8	16,8	10,5	50	M^3	b
BRD	1 357	„	27,7	16,2	10,0	60	p^4/P^4	a
Hessen	2 529	„	27,1	16,7	10,0		M^3	b
BRD	2 530	„	27,3	16,9	10,1		p^4/P^4	a
Frankreich	170	M. N. B.	26,4	16,4	9,7		M^3	a
Crau	171	„	26,4	16,3	9,6		M^3	a
	182	„	28,4	18,1	10,6		p^4/P^4	b
	186	„	28,3	18,9	10,7		p^4/P^4	b

Museum oder Sammlung: B. M. L. = London, M. K. B. = Bonn, M. N. B. = Braunschweig, M. S. N. G. = Genua, S. K. M. = Kahmann, München, S. M. F. = Frankfurt; Z. M. B. = Berlin (DDR), Z. M. F. = Florenz.

temperatures frequently dropped below 30° F" (Ranck 1968). Das sagt doch auch etwas über den innen- und nicht umweltbezogenen Ablauf der Haarung?

Über die Schädelabmessungen der jungen Gartenschläfer gibt Tabelle 2 Auskunft.

Bedauerlicherweise gibt es nur wenig Vorlagen von Schädeln junger Gartenschläfer aus den ersten drei Lebensmonaten. So bleibt nicht viel für einen Vergleich, schon gar nicht bezüglich afrikanischer Unterarten. Die Juv.-Exemplare der Paratypoid-Reihe sind klein, kleiner als im Zahnbild vergleichbare anderer Zugehörigkeit. Das zeigt die vereinfachte Übersicht in Tabelle 3.

Abgesehen von den großen *lusitanicus*- und *ophiusae*-Gartenschläfern gruppieren sich die mittelgroßen Formen recht gut zusammen. Über Variationsweiten läßt sich bei den wenigen Unterlagen kaum etwas Verbindliches sagen. Sind so kleine Längen bei *pallidus* (Kontinent) beispielsweise die Regel? Würden die Längenunterschiede zwischen *sardus*/Korsika (6404) und *sardus*/Sardinien (5947) auch weiterhin Stich halten? Das muß alles unbeantwortet bleiben. Und im übrigen müßte wohl bei einer Beurteilung des Tabelleninhalts auch die Jahreszeit Beachtung finden. CB-Länge und Zahnwachstum müssen ja nicht unbedingt verknüpft sein. Ist dieses auch im Erbgut verankert, so kann jene, mit dem allgemeinen Wachstum verbunden, sehr wohl auch von äußeren Einflüssen abhängig sein. Es ist nicht abwegig zu glauben, daß „differences in size ... of the same species ... are not due to any great genetic variation but rather to differences in nutrition or other environmental factors" (Jackson und Barbehenn 1963, 87).

Über den Größenzuwachs heranwachsender Gartenschläfer gibt es keine Unterlagen, sieht man von den Zahlen ab, die von Frisch und Kahmann (1968, 310) veröffentlicht haben. Sie beziehen sich auf das Schädelwachstum, und vergleichsweise sei hier in vereinfachter Form eine Übersicht über die Zahlen gegeben, welche sich aus der Paratypoid-Reihe ableiten lassen (Tabelle 4).

Tabelle 4

(Zuwachs in %)

Zwischen	mm								g
	GSL	CBL	JB	SKH	BSH	Bulla			
juv.: M^3 im Wachstum juv.: P^4 im Wachstum	10,2	8,65	7,8	6,66	2,56	10,7	7,4	2,5	72,7
juv.: M^3 im Wachstum (Juv.): DZR	20,9	23,4	28,4	11,1	12,8	20,3	22,3	31,6	189,5

Bemerkenswert ist, wie sich das Schädelgewicht (g) bis zum Beginn des Zahnwechsels beinahe verdoppelt, bis zur Mitte der 2. Haarung fast verdreifacht hat.

Als die Unterart kennzeichnend wird von Ranck (1968, 217, 218) die geringe Länge der oberen Zahnreihe genannt. Wie aus der Tabelle 2 ersichtlich, sind nur 2 diesbezügliche Zahlen vorhanden: 4,5 mm (Typus) und 4,7 mm. Sie können an Gewicht gewinnen, vergleicht man sie einmal mit jenen von anderen Unterarten aus der *melanurus*-Gruppe, wie es in Tabelle 5 versucht wird.

Nicht ohne Absicht wurden die Einzelwerte eingetragen, weil man so bessere Übersicht über deren Häufigkeit innerhalb einer Reihe bekommt. So gesehen steht die Unterart *occidentalis* im Minimum und die Zahlen für die fezzanesische fügen sich den niedrigen Werten an.

Tabelle 5

Unterart	Länge der oberen Zahnreihe mm	$\bar{x}$	n
melanurus B. M. L. Z. M. B.	4,8 — 4,8 — 4,9 — 5,0 — 5,1 — 5,4 5,4 — 5,5 — 5,6	5,14	9
tunetae S. K. M.	4,6 — 4,6 — 4,8 — 4,9 — 4,9 — 5,0 5,0 — 5,0 — 5,0 — 5,1 — 5,2 — 5,2 5,3 — 5,3 — 5,3	5,04	15
occidentalis Z. M. B.	4,5 — 4,7 — 4,7 — 4,8 — 4,8 — 4,8 4,8 — 4,9 — 4,9 — 4,9 5,0 (Typus B. M. L.)	4,80	11
munbyanus *(quercinus)* B. M. L. Z. M. B.	4,4 — 4,5 — 4,7 — 4,8 — 4,8 — 4,9 4,9 — 5,0 — 5,0	4,73	9

Vergleichsweise ist in die Übersicht auch eine nordafrikanische Lebensform aufgenommen worden, die zur *quercinus*-Gruppe gehört: *E. q. munbyanus* = *E. q. quercinus?* Wenn man dem Längenmaß für die obere Zahnreihe allein bereits systematischen Wert zur Unterscheidung von Subspezies beimißt, wie es vielfach geschieht, ist die von Niethammer (1959, 43) vorgenommene Vereinigung der Unterarten *occidentalis/tunetae* und *munbyanus/quercinus* zu überprüfen: die Mittelwerte sind an den bisher vorliegenden Unterlagen verschieden! Gegenüberstellung mit anderen

aus dem Unterartenkreis lehrt, daß x̄ stets groß ist, sogar bei der als „klein" geltenden Inselform *gynnesicus* von Menorca (*quercinus*-Gruppe: x̄ = 5,38 mm).

Die lingual-buccale Zahnbreite ist bei dem neuen libyschen Gartenschläfer nicht recht verschieden von jener anderer afrikanischer. Hier eine Übersicht über x̄ (mm) von p^4/P^4 bis M^3, in () Einzelwert:

denticulatus	p^4 1,07	P^4 (1,40)	M^1 1,64	M^2 1,72	M^3 1,70
occidentalis	(1,10)	1,42	1,70	1,76	1,70
tunetae		1,52	1,70	1,82	1,65

Die beiden südlichen Unterarten stehen einander näher, das zeigt besonders M^2, ein Zahn, welcher bereits von Thomas (1903, 494) für die Bewertung intragenerischer Beziehungen herangezogen worden ist.

In der originalen Beschreibung der Gestaltung des Schädels werden Zierlichkeit, schmales Rostrum und gewölbte Scheitelknochen besonders herausgestellt. Bei Vergleichen mit Schläfern anderer Unterartzugehörigkeit verliert jedoch die Formulierung an Gewicht. In Abbildung 2 sind 3 *denticulatus*-Schädel verschiedenen Wachstumsgrades (Tabelle 1) ähnlichen von *occidentalis* und *tunetae,* beziehungsweise von *quercinus* gegenübergestellt worden. Die Legende zu der Abbildung sagt die Einzelheiten. Die Condylobasallängen sind einigermaßen vergleichbar:

	occidentalis	*tunetae*
	26,4	28,9
	denticulatus	
23,2	25,1	28,5
	quercinus	
23,7	26,5	29,4

Aber auch in der Gesamtschau zeigt sich recht gute Übereinstimmung. Die Schädel 5088 = *tunatae* und 322758 = *denticulatus* sind zum Beispiel, auf gleiche absolute Größe gebracht, vollkommen kongruent. Man darf nicht übersehen, daß sich die Modellierung des Schädels mit dem Wachstum ändert, und mit ihm die eine oder andere Proportion kleinere oder größere Variationsbreiten hat. Ebenso wenig darf vernachlässigt werden, daß sich die gewölbte Scheitelkontur mit der Streckung des Gesichtsschädels im Wachstum ebnet, sie also nur ein Zeichen von Jugendlichkeit ist.

Ranck (1968, 217) vergleicht die neue Unterart mit einigen Exemplaren der *melanurus*- und einem der *cyrenaicus*-Unterart (U.S.N.M. No 302274). Dieses Individuum ist ohne Zweifel jugendlich und möglicherweise sogar im Haarwechsel: „also similar in dorsal color". Erwachsene Schläfer der *cyrenaicus*-Form sind nämlich oberseits so braun, daß sie selbst in einer Reihe mitteleuropäischer nicht auffallen, wenn man die Schwänze abdeckt (B.M.L. No 21.10.3.2; Z. I. und M. Turin NO 2951 bis 2954). Und ihre Gesamtlänge (KRS) bewegt sich zwischen 240 und 280 mm (Vergleichsexemplar 211 mm, was ebenfalls dessen Jugendlichkeit unterstreicht). Diese Individuen haben für die Originalarbeit offenbar nicht vorgelegen.

Der jugendliche Habitus des von Ranck (1968, 216) als adult bezeichneten Schlä-

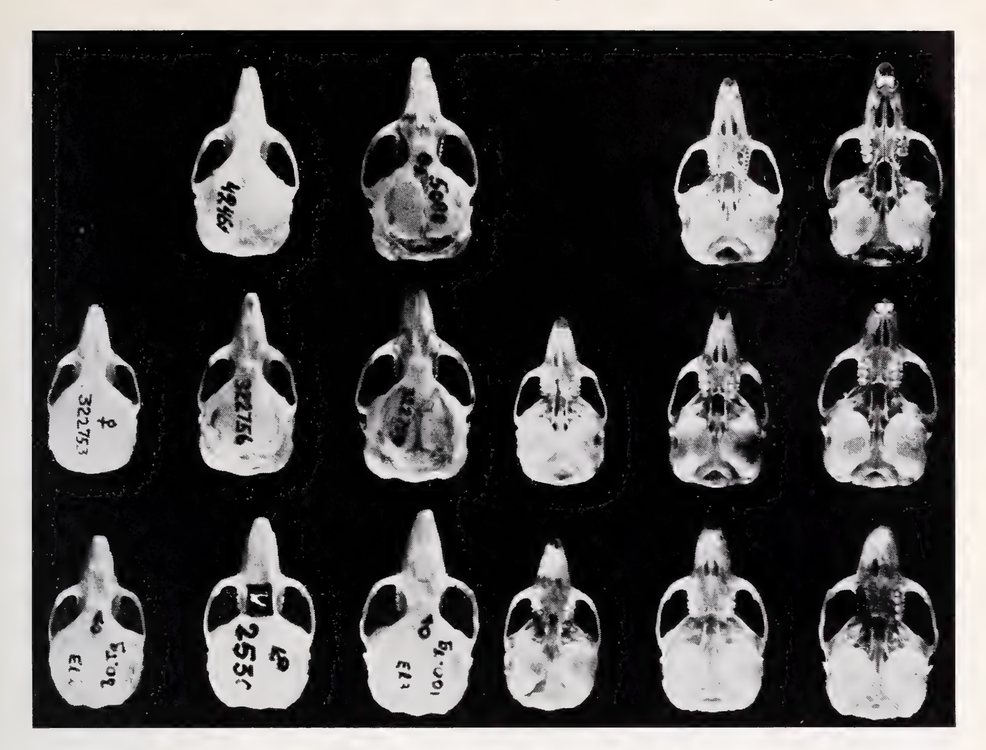


Abb. 2. Eliomys quercinus. Schädelansichten: Links von oben, rechts von unten. Die mittlere *denticulatus*-Querreihe verglichen mit anderen Schädeln gleichen Bezahnungsbildes: Linke Reihe untereinander = M^3 noch unter Knochenspongiosa; mittlere Reihe untereinander = P^4 erscheint unter p^4; rechte Reihe untereinander = Zahnwechsel beendet. Obere Querreihe: Die afrikanischen Unterarten *E. q. occidentalis* — *E. q. tunetae.* Untere Querreihe: *E. q. quercinus,* altersbestimmt aus dem Lebensraum (Ohrmarke) 30 — 70 — 100 Tage alt (Aufn. Senckenberg-Institut: E. Haupt, Frankfurt; 1:1,2)

fers von Goddua (Tabelle 1) kommt auch in der noch unverwachsenen Symphyse (Schambeinfuge) und der noch offenen Darmbeinfuge am Kreuzbein zum Ausdruck. Abb. 3 zeigt es.

Die Paratypoid-Reihe gibt auch Einsicht in die Lebensführung. Zunächst sei auf die Jahreszeit gesehen, in welcher die Schläfer gesammelt wurden: Jahreswende Dezember/Januar. Es überrascht zunächst, daß alle Individuen noch in einem frühen Abschnitt körperlicher Entwicklung stehen. Das morphometrische Bild (Bezahnung, Behaarung, Haarwechsel) würde es zulassen, das individuelle Alter auf 40 bis 120 Tage zu schätzen. Danach ließe sich, 21 bis 23 Tage Tragzeit als auch hier gültig vorausgesetzt, der Beginn der Begattungen auf den Anfang September festlegen. Kahmann und Staudenmayer (1970, 112) würden darin den Ausdruck einer verlängerten Fortpflanzungszeit gesehen haben. Jedoch: Kock, Frankfurt (Senckenberg-Institut) gab den Gedanken, die Fortpflanzungszeit könne sehr wohl erst in der zweiten Jahreshälfte *beginnen,* wenn man den Steppen- und Halbwüstencharakter des Lebensraums in Betracht zieht. In gemäßigten Breiten lassen Klima und Wetterfolgen frühe Fortpflanzungszeit zu, und die jungen Schläfer finden, selbständig geworden, alle Lebensnotwendigkeiten. In der Gedeihzeit des Jahres wachsen sie bei ausreichender, wenn nicht sogar reichlicher Kost heran, bis der nördliche Winter dem ein Ende setzt und ihnen die Winterstarre aufzwingt (wildgewachsener Lebensraum!). Bei der Verkehrung der Gedeihzeiten in „Wüstengebieten“ begünstigt eine

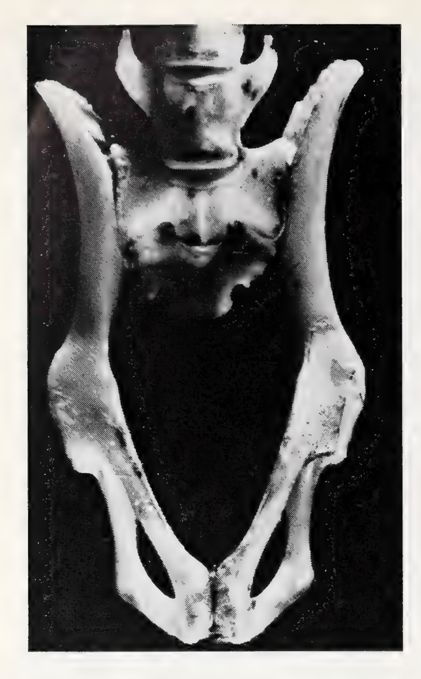


Abb. 3. Eliomys quercinus denticulatus. Das Becken eines jüngeren Schläfers (U. S. N. M. No 322758) mit noch nicht verwachsenen Scham- und Darmbeinfugen (Aufn. Senckenberg-Institut: E. Haupt, Frankfurt; 3:1)

nach der sommerlichen Trockenzeit (möglicherweise Sommerlethargie?) einsetzende Fortpflanzungszeit das Gedreihen der Art, denn die jungen Schläfer werden selbständig zu einer Zeit, in der pflanzliches und tierisches Leben neu erwacht (September bis März) und die Lebensführung erleichtert. Leider fehlt es an einem Einblick in das Leben des Gartenschläfers im Pejus oder gar schon Pessimum seines Verbreitungsgebietes.

Im Fezzan lebt die Schlafmaus anscheinend bevorzugt in Oasennähe, und das Umherum junger Palmenbestände ist Lebensstätte. Im Abseits sind es Tasmariskengruppen, oft mehrere hundert Meter voneinander entfernt. Das muß aber nicht gleichbedeutend mit Isolierung der Sippen sein. Beobachtungen an ohrmarkierten Gartenschläfern im Strand- und Dünengebiet der Insel Formentara (Cala Mitjorn) lassen erkennen, daß die Individuen nachts weit schweifen, was auch über lange Strecken im Dünensand verfolgbare Einzelspuren zeigen. Es kann ohne weiteres zur Berührung und Vermischung der Sippen kommen, alles womöglich erleichtert durch eine in kleinen Sippen geringere Agressivität des Individuums, also Duldung bei Zuwandern.

Ranck (1968, 219) glaubt, daß in einem derart kärglichen Habitat die Schläfer "utilize tamarix as their sole source of food". Mageninhalt wurde aber nicht untersucht, und so bleibt es Vermutung. Soweit in Erfahrung gebracht, ist die Kost vorwiegend tierischer Natur: Unterarten *gymnesicus, ophiusae, quercinus, tunetae* (Kahmann und Thoms 1972 im Druck und unveröff.). Eigene Erfahrung hat gelehrt, daß die kleineren und größeren Tamariskengesellschaften eine reiche Kerbtierwelt bergen (Tunesische Halbwüste: Februar/April), eine gute Nahrungsgrundlage für den Gartenschläfer. Das könnte doch auch im Fezzan möglich sein? Aber auf andere Glieder der Lebensgemeinschaft gibt es in der Originalarbeit keine Hinweise.

Betrachtet man das Verbreitungsbild des Gartenschläfers im nördlichen Afrika (Niethammer 1959, 40), so wird deutlich, daß sein Vorkommen im Fezzan[1] nicht überraschend ist. Die bisher bekannte Verbreitungsgrenze nach Süden liegt für die *melanurus*-Gruppe (ostwärts) und die *quercinus*-Gruppe (westwärts) etwa im Bereich des 30. Breitengrades. Das Vorkommen des Schläfers im Fezzan ist (einstweilen) auf Örtlichkeiten nördlich des 25. Breitengrades beschränkt, einem Breitengürtel, der das Vorkommen im nördlichen Arabien einschließt. Die Verbreitungsinsel in Rio de Oro liegt etwas südlicher, überschreitet vielleicht sogar den Wendekreis des Krebses, und es ist wahrscheinlich, wenn nicht gar sicher, daß Sammeltätigkeit nicht nur in dem Oasengürtel der Sahara weitere Örtlichkeiten des Vorkommens zutage bringen wird. Dann wird das Sprengsel eines Gartenschläfers aus der *melanurus*-Gruppe an der

[1] Schon Toschi (1951, 149) nennt ihn „nelli oasi del Fezzan: Brach, Murzuch", und sagt: "un confronto di esemplari del Fezzan con quelli della Tripolitania settentrionale risulterebbe interessante."

atlantischen Küste in einen größeren, wenn auch intermittierenden Siedlungszusammenhang kommen. Im algerischen Osten und im marokkanischen Westen erkennt NIETHAMMER (1959, 40) Vermischungszonen zwischen *melanurus*- und *quercinus*-Gruppe. Das ruft geradezu nach weiterer Forschung im Raum zwischen den angeführten Breitengraden.

Was bleibt nun am Ende zu sagen? RANCK (1968, 218) muß man zustimmen, wenn er sagt "the few specimens available at the present time probably do not demonstrate the full range of variation", zumal sich in der Paratypoid-Reihe kein wirklich erwachsenes Exemplar findet, und womöglich auch der Holotypus keines ist. Natürlich kann man sich nach Einzelstücken ein Bild machen, ob es aber auch ein wirkliches ist? Jedenfalls: *Die Färbung und die Zahlen für Zahnreihenlänge und Zahnbreite fallen oder fallen fast ganz in die Variationsweite der atlantischen Unterart occidentalis aus Rio de Oro.* Sieht man einmal von der "generally smaller size" ab ($n = 2$), so bleibt den Individuen der neue Name vorläufig "owing to their isolated geographic position" (RANCK 1968, 218).

Dank gebührt folgenden Damen und Herren: Fräulein Dr. R. ANGERMANN, Berlin; Frau Dr. L. AZZAROLI, Florenz; Herrn Dr. G. B. CORBET, London; Herrn Dr. H. FELTEN, Frankfurt; Prof. Dr. E. TORTONESE, Genua.

Zusammenfassung

Die in der Originalarbeit (RANCK 1968) nicht berücksichtigten, fast durchweg jüngeren Gartenschläfer werden analysiert. *E. q. denticulatus* hat enge, vielleicht engste Beziehungen zu *E. q. occidentalis* von Rio de Oro. Der Name kann nur vorläufig Geltung haben, bis die Variationsweiten und die geographischen Beziehungen zu den Formen der westlichen Sahara untersucht sind.

Summary

On the dormouse Eliomys quercinus denticulatus Ranck, *1968 from Lybia*

The specimens mentioned but not dicussed in the original paper are analysed and compared with such of other African subspecies. *E. q. denticulatus* ranges nearer to *E. q. occidentalis* (Rio de Oro) than to any other form known af the Saharian area. If the name *denticulatus* is kept so provisionally "owing to their isolated geographic position" (RANCK 1968, 218). Further investigation must show the whole range of variation of *denticulatus* and the geographic connections with *occidentalis.*

Literatur

DULIC, B.; FELTEN, H. (1962): Säugetiere (Mammalia) aus Dalmatien. Senck. Biol. Frankfurt **43,** 417—423.

FRISCH, O. VON; KAHMANN, H. (1968): Der Gartenschläfer *(Eliomys)* in der Crau/Südfrankreich. Z. Säugetierkunde **33,** 306—312.

JACKSON, H.; BARBEHENN, T. (1962): Growth and development. Bishop Mus. Bull. Honolulu **225,** 80—89.

KAHMANN, H.; STAUDENMAYER, T. (1968): Zahnwachstum, Zahnwechsel und Zahnabnutzung bei dem Gartenschläfer *Eliomys quercinus* Linnaeus, 1766. Z. Säugetierkunde **33,** 358 bis 364.

KAHMANN, H.; STAUDENMAYER, T. (1969): Biometrische Untersuchung an zwei Populationen des Gartenschläfers *Eliomys quercinus* Linnaeus, 1766. Z. Säugetierkunde **34,** 98—109.

KAHMANN, H.; STAUDENMAYER, T. (1970): Über das Fortpflanzungsgeschehen bei dem Gartenschläfer *Eliomys quercinus* (Linnaeus, 1766). Säugetierkundl. Mitt. München **18,** 97—114.

KAHMANN, H.; LAU, G. (1972): Der Gartenschläfer *Eliomys quercinus ophiusae* Thomae 1925 von der Pityuseninsel Formentera (Lebensführung). Veröff. Zool. Staatssammlung München. **16,** 29—49.

KAHMANN, H.; TIEFENBACHER, L. (1970): Über Haarkleid und Haarwechsel des Gartenschläfers *Eliomys quercinus* Linnaeus, 1766. Z. Säugetierkunde **35,** 89—103.

LEHMANN, E. VON (1969): Zur Säugetierfauna Südandalusiens. Sb. Ges. Naturf. Freunde Berlin (N. F.) **9,** 15—32.

NIETHAMMER, J. (1959): Die nordafrikanischen Unterarten des Gartenschläfers *(Eliomys quercinus)*. Z. Säugetierkunde **24**, 35—45.
RANCK, G. (1968): The rodents of Libya. U. S. Nation. Mus. Bull. Washington No. 275, 264 S.
THOMAS, O. (1903): Two new dormice of the genus *Eliomys*. Ann. Mag. N. H. London (7) **11**, 494—496.
TOSCHI, A. (1951): Mammiferi della Libia. Lab. Zool. appl. alla Caccia Bologna **2**, 137—177.

Anschrift der Verfasser: HERMAN KAHMANN, Zoologisches Institut der Universität, D-8000 München 2, Luisenstraße 14; GESINE THOMS, D-2057 Reinbek Hebbelstraße 5

Zur Evolution von Hirneigenschaften mitteleuropäischer und südamerikanischer Musteliden

II. Quantitative Untersuchungen an Gehirnen südamerikanischer Musteliden[1]

Von ULRIKE THIEDE

Aus dem Institut für Haustierkunde der Christian-Albrechts-Universität Kiel (Direktor: Prof Dr. Dr. h. c. Wolf Herre)

Eingang des Ms. 8. 3. 1972

I. Einleitung

Im Rahmen meiner Untersuchungen an Musteliden-Gehirnen (SCHUMACHER 1963; THIEDE 1966) sollen hier Daten zur quantitativen Zusammensetzung der Gehirne einiger südamerikanischer Musteliden vorgelegt und mit den bereits veröffentlichten Ergebnissen an mitteleuropäischen Musteliden (SCHUMACHER 1963) verglichen werden.

Nach THENIUS und HOFER (1960) stellt sich gegenwärtig der Verwandtschaftskreis der Musteliden als ein aus zahlreichen mehr oder weniger parallelen Zweigen gebildeter Stammbusch dar. Die Familie der Musteliden besteht demnach aus fünf Großstämmen: dem Martes-Gulo-Stamm, zu dem auch die Gattung *Mustela* gehört, den Mellivorinae (Honigdachse), den Melinae (Dachse), den Mephitinae (Stinktiere) und den Lutrinae (Ottern). Ich habe lediglich aus dem Mellivorinae-Stamm kein Exemplar untersuchen können. Die einzige rezente Art ist *Mellivora capensis* Storr, 1780. Die rezenten südamerikanischen Marder teilt SIMPSON (1945) in drei Gattungen ein: *Galera* Browne, 1789; *Grison* Oken, 1816, und *Grisonella* Thomas, 1912. CABRERA (1957) stellt jedoch *Grisonella* als Untergattung zu *Grison* und nennt so nur die beiden Gattungen *Galictis* Bell, 1826 und *Eira* Hamilton Smith, 1942. Ich bin dieser Benennung von CABRERA gefolgt.

Die Unterfamilie der Stinktiere setzt sich ebenfalls aus drei rezenten Gattungen zusammen: *Mephitis* (nordamerikanisches Stinktier), *Spilogale* (Fleckenskunk) und *Conepatus* (südamerikanisches Stinktier), die alle auf die neue Welt beschränkt sind.

[1] Herrn Professor Dr. Dr. h. c. WOLF HERRE danke ich für die Überlassung des Materials und sein stetes Interesse am Verlauf der Arbeit, Herrn Dr. HEINZ STEPHAN (Max-Planck-Institut für Hirnforschung, Frankfurt/M.) für manchen guten Rat.

Z. Säugetierkunde 38 (1973) 208—215

ASTM-Coden: ZSAEA 7

Eine Studie über die systematischen Zusammenhänge innerhalb der südamerikanischen Stinktiere ist von Kipp (1965) veröffentlicht worden.

Die Fischottern (Lutrinae Bird, 1857) waren bereits im Jungoligozän durch hochspezialisierte Formen vertreten. Gegenwärtig lassen sich sechs Gattungen unterscheiden, die zum Teil schon seit dem Miozän getrennten Stammlinien angehören. Ich konnte das Gehirn eines Exemplares der Gattung *Pteronura* Gray, 1837 untersuchen (*Pteronura brasiliensis* Gmelin, 1788).

II. Material und Methode

Für diese Studie stand mir das in Tab. 1 zusammengestellte Material zur Verfügung. Die gekennzeichneten Gehirne wurden nach Formolfixierung und Paraffineinbettung mit Hilfe

Tabelle 1

Maße und Gewichte aller präparierten Tiere[1]

(+ – Gehirne, die in Schnittserien zerlegt und ausgewertet wurden)

Art		Tier			Gesamtgewicht in g	Hirngewicht in g	Herkunft
Conepatus chinga rex (peruan. Stinktier)	♂♂	A	2	+	1160	16,5	Pal. Oeste
		A	3	+	2285	20,7	Checayani
	♀♀	A	4	+	1950	20,2	„
		A	5	+	1950	18,5	„
		A	6		1000	17,7	„
Conepatus humboldti (argent. Stinktier)	♂♂	B	8	+	840	14,2	Quichaura
		B	93		1860	12,5	Don Roberto
		B	98	+	1250	12,4	„
		B	99		1420	12,1	„
		B	101		1525	13.7	„
		B	106	+	2250	12,6	„
		B	117		1145	13,7	„
		B	118		1530	11,7	„
		B	121		1440	14,0	„
		B	122	+	1700	11,5	„
		B	124		1310	12,3	„
		B	125		1495	12,1	„
		B	142		1125	13,2	„
		B	143		1540	13,7	„
		B	158	+	895	11,6	Diquecito
	♀♀	B	17		527	12,5	La Mimosa
		B	82		1220	11,2	Don Roberto
Galictis cuja (Huron)	♀	B	109	+	1190	18,8	„
Eira barbara (Tayra)	♂♂	B	198	+	3600	48,7	Sao Goncalo
		B	209	+	3690	53,0	„
	♀	B	199		3415	43,0	„
Pteronura brasiliensis (bras. Riesenotter)				+	18000	115,5	Hagenbeck
Meles meles (europ. Dachs)				+	15000	64,5	Schleswig-Holstein
Mustela vison f. fam. (amerik. Farmnerz)	♀			+	765	7,2	Inst. Haustierkunde Kiel

[1] Material der Amerikareisen Herre / Röhrs 1956/57, 1962.

Tabelle 2

Absolute Frischhirnvolumina der ausgemessenen Strukturen in mm³

Art	Tier	GHV	O	C	M	D	T	N	RE	BOL
Mustela vison f. fam.		8 212	480	1 114	315	473	5 829	4 366	1 218	245
Conepatus humboldti	B 122	11 021	588	1 485	293	824	7 831	5 194	2 280	357
	B 158	11 075	571	1 299	324	787	8 094	5 460	2 214	420
	B 98	11 842	592	1 616	413	785	8 436	5 849	2 212	375
	B 106	12 024	377	1 608	469	703	8 866	6 060	2 444	362
	B 8	13 565	711	1 630	361	1 174	9 688	6 784	2 454	450
Conepatus chinga rex	A 2	15 787	610	1 999	333	1 023	11 822	8 550	2 824	448
	A 5	17 616	868	2 179	417	1 165	12 987	8 898	4 089	incl. BOL
	A 4	19 333	770	2 294	465	1 384	14 420	10 185	3 795	439
	A 3	19 705	848	2 770	551	1 302	14 234	9 874	3 825	535
Galictis cuja	B 109	17 944	800	2 035	561	1 030	13 518	10 726	2 453	339
Eira barbara	B 198	46 380	1 827	4 798	1 217	2 702	35 836	29 340	5 770	726
	B 209	50 792	1 907	5 636	1 396	2 932	38 921	32 529	5 695	697
Meles meles		61 181	2 542	7 370	1 514	3 588	46 167	35 134	9 601	1 432
Pteronura brasiliensis		109 422	3 184	12 460	2 198	4 234	87 345	79 085	7 886	374

GHV — Gesamthirnvolumen; O — Medulla oblongata; C — Cerebellum; M — Mesencephalon; D — Diencephalon; T — Telencephalon; N — Neocortex; RE — restliches Endhirn; BOL — Bulbus olfactorius

der üblichen Schnittserienmethodik weiterverarbeitet und ausgewertet (STEPHAN 1960; SCHUMACHER 1963; HERRE und THIEDE 1965). Die erzielten Werte wurden auf Frischhirnvolumina umgerechnet, so daß sie mit entsprechenden Daten von anderen Säugetieren vergleichbar sind. In Ergänzung zum bisher vorliegenden Material der europäischen Musteliden konnte das Gehirn eines europäischen Dachses (*Meles meles* Linnaeus, 1758) bearbeitet werden und darüber hinaus auch das eines amerikanischen Farmnerzes (*Mustela vison* f. familiaris). Die Volumina folgender Hirnabschnitte wurden ermittelt: Medulla oblongata, Cerebellum, Mesencephalon, Diencephalon und Telencephalon. Im Endhirn wurden weiterhin Bulbus olfactorius und Neocortex getrennt ausgemessen. Die übrigen Anteile des Telencephalon wie Striatum, Riechhirn, Septum, Schizocortex und Ammonshorn bleiben als *restliches Endhirn* zusammengefaßt. Aus Tab. 2 sind die ermittelten Volumengrößen der untersuchten Gehirne ersichtlich, aus Tab. 3 die auf den jeweiligen *Arttypus* korrigierten Daten über Körpergewichte und Hirnteilvolumina. Tab. 4 schließlich zeigt die relativen Anteile der einzelnen Hirnabschnitte am „arttypischen" Gesamthirn bzw. Endhirn.

Eine allometrische Analyse der Beziehung Hirngewicht zu Körpergewicht innerhalb der Gattung *Mustela* ergab den für Säugetiere typischen interspezifischen Allometrieexponenten von a = 0,56 (THIEDE 1966). Die Wertepaare der übrigen Mustelidenarten lagen mehr oder weniger deutlich über der interspezifischen Allometriegeraden vom Mauswiesel *(Mustela nivalis)* zum Waldiltis *(Mustela putorius)*, so daß unterschiedliche Cerebralisationsniveaus deutlich wurden. Die Mauswiesel-Waldiltis-Gerade kann demnach zwanglos als Bezugslinie für die Ermittlung der Cerebralisationshöhen der übrigen Musteliden angesehen werden. *Mustela nivalis* und *Mustela putorius* stellen durch die geringste Hirnentfaltung eine Basisgruppe innerhalb dieser Säugetierfamilie dar. Demzufolge habe ich für die Gesamthirngrößen und die Hirnteilgrößen Progressionsindices berechnet, die darüber

Tabelle 3

Auf „Arttypus" korrigierte Körpergewichte (in g) und Hirnteilvolumina (in mm³)

Art	KG	GHV	O	C	M	D	T	N	RE	BOL
Mustela vison f. fam.	840	8212	480	1114	315	473	5829	4366	1218	245
Conepatus humboldti	1 400	12040	575	1547	376	860	8682	5929	2355	398
Conepatus chinga rex	1 670	18150	774	2313	441	1218	13404	9487	3444	473
Galictis cuja	1 190	17944	800	2035	561	1030	13518	10726	2453	339
Eira barbara	3 570	46048	1771	4937	1237	2670	35433	29312	5445	676
Meles meles	15 000	61182	2542	7370	1514	3589	46167	35134	9601	1433
Pteronura brasiliensis	20 000	109422	3184	12460	2198	4235	87345	79085	7886	374

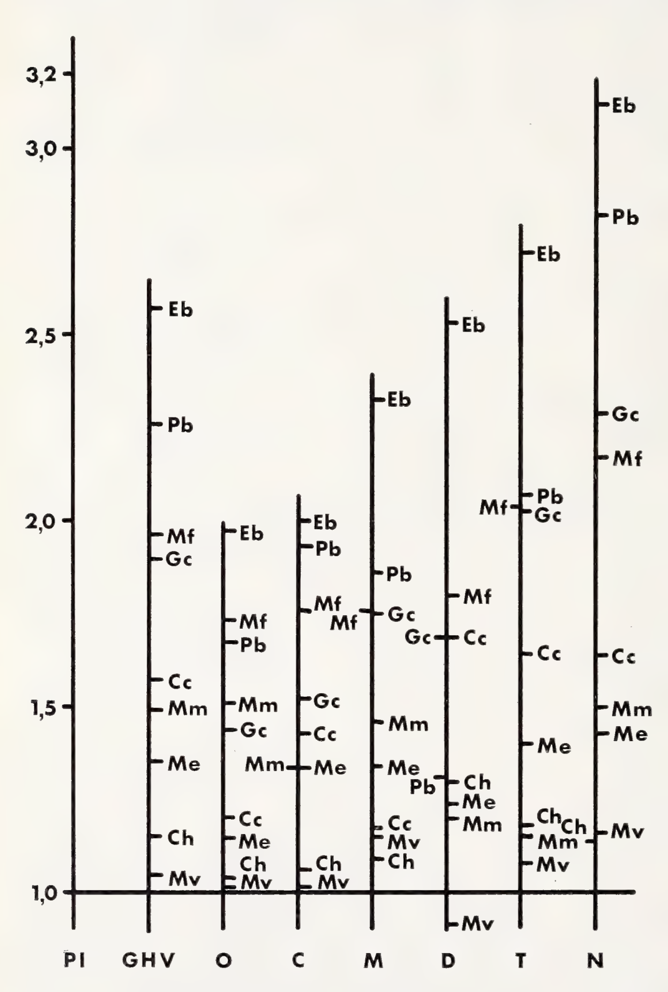
KG — Körpergewicht; GHV — Gesamthirnvolumen; O — Medulla oblongata; C — Cerebellum; M — Mesencephalon; D — Diencephalon; T — Telencephalon; N — Neocortex; RE — restliches Endhirn; BOL — Bulbus

Auskunft geben, um welches Maß die Hirne bzw. Hirnteile bei den übrigen Arten körpergrößenunabhängig größer sind als bei Mauswiesel und Waldiltis. Diese Progressionsindices sind in Tab. 5 zusammengestellt. Die Abb. verdeutlicht dieselben Befunde in einer Skala.

III. Ergebnisse

Alle Einzeldaten des untersuchten Materials sind aus den Tab. 1—4 ersichtlich. Die relativen Anteile der ausgemessenen Hirnteile am Gesamthirn (Tab. 4) sind für die verschiedenen Mustelidenarten recht unterschiedlich. So schwankt zum Beispiel der prozentuale Anteil des Telencephalon von ca. 71 % bei *Mustela vison* f. fam. bis ca. 80 % bei *Pteronura brasiliensis* und in noch stärkerem Maße der Neocortexanteil von 68 % bei *Conepatus humboldti* bis 95 % bei *Pteronura brasiliensis.* Aber solche Relativwerte sind nur von geringem Wert, wenn Aufklärungen über den Grad der Cerebralisation erwünscht sind. Im Vergleich mehrerer Arten miteinander ist den Relativwerten nicht zu entnehmen, welche Hirnteile absolute Größenzunahmen oder Größenminderungen erfahren haben, da die Gesamthirngröße als Basis solchen Vergleichs bereits eine Summe von möglichen Progressionen und Regressionen der Hirnteilgrößen darstellt. Zur Ermittlung echter Hirnentfaltung ist deshalb die Körpergröße der Tiere heranzuziehen. Die derart ermittelten Progressionsindices zur Basis der Mauswiesel- und Waldiltis-Gehirne geben daher über wahre Größenunterschiede einzelner Hirnregionen eindeutig Auskunft (Abb. u. Tab. 5).

Die Indices für die Gesamthirnvolumina lassen auf mehrere Cerebralisationsstufen innerhalb der Musteliden schließen. *Mustela vison* f. fam. und *Conepatus humboldti* können mit den Indices 1,0 und 1,2 zum Cerebralisationsniveau von Mauswiesel und Waldiltis (1,0) zugezählt werden. Eine etwas höhere Stufe haben



Skala der Progressionsindices. PI = Progressionsindex; GHV = Gesamthirnvolumen; O = Medulla oblongata; C = Cerebellum; M = Mesencephalon; D = Diencephalon; T = Telencephalon; N = Neocortex (Symbole wie in Tab. 5)

Tabelle 4

Die relativen Anteile der einzelnen Hirnabschnitte am „arttypischen" Gesamthirn bzw. Endhirn

Art	% Anteile am Gesamthirn					% Anteile am Endhirn		
	O	C	M	D	T	N	RE	BOL
Mustela vison f. fam.	5,85	13,57	3,84	5,76	70,98	74,90	20,90	4,20
Conepatus humboldti	4,77	12,85	3,13	7,15	72,11	68,30	27,12	4,58
Conepatus chinga rex	4,26	12,75	2,43	6,71	73,85	70,78	25,70	3,53
Galictis cuja	4,46	11,34	3,13	5,74	75,34	79,35	18,14	2,51
Eira barbara	3,85	10,72	2,69	5,80	76,95	82,73	15,36	1,91
Meles meles	4,13	12,05	2,47	5,87	75,48	76,10	20,80	3,10
Pteronura brasiliensis	2,91	11,39	2,01	3,87	79,82	90,54	9,03	0,43

O = Medulla oblongata; C = Cerebellum; M = Mesencephalon; D = Diencephalon; T = Telencephalon; N = Neocortex; RE = restliches Endhirn; BOL = Bulbus olfactorius

Tabelle 5

Progressionsindices der Gehirne und Hirnstrukturen bezogen auf die Mauswiesel-Iltis-Linie

Art	Symbole	HG	GHV	O	C	M	D	T	N
Mustela erminea	Me	2,1	1,35	1,15	1,34	1,34	1,24	1,40	1,43
Mustela vison f. fam.	Mv	7,2	1,05	1,01	1,01	1,15	0,92	1,08	1,16
Conepatus humboldti	Ch	12,6	1,15	1,04	1,06	1,09	1,30	1,18	1,14
Conepatus chinga rex	Cc	19,0	1,57	1,20	1,43	1,17	1,69	1,64	1,64
Galictis cuja	Gc	18,8	1,89	1,44	1,52	1,75	1,69	2,03	2,29
Martes foina	Mf	22,8	1,96	1,73	1,76	1,76	1,80	2,04	2,17
Eira barbara	Eb	48,2	2,57	1,97	2,00	2,32	2,53	2,72	3,12
Meles meles	Mm	64,5	1,49	1,51	1,34	1,46	1,20	1,15	1,50
Pteronura brasiliensis	Pb	115,5	2,26	1,67	1,93	1,86	1,31	2,07	2,82

Die Indices geben an, wievielmal größer eine Hirnstruktur jeder dieser Arten ist als die eines „gleichgroßen" Mauswiesels oder Walditlis. HG = Hirngewicht in g; GHV = Gesamthirnvolumen; O = Medulla oblongata; C = Cerebellum; M = Mesencephalon; D = Diencephalon; T = Telencephalon; N = Neocortex.

Mustela erminea (1,4), *Meles meles* (1,5), und *Conepatus chinga rex* (1,6) erreicht. Darüber wird eine stärkere Gesamthirnentfaltung für *Galictis cuja* (1,9) und *Martes foina* (2,0) deutlich, und schließlich fallen *Pteronura brasiliensis* (2,3) und *Eira barbara* (2,6) durch die stärkste Cerebralisation innerhalb der untersuchten Musteliden auf. Einschränkend muß jedoch betont werden, daß es sich bei dem Gehirn von *Mustela vison* f. fam. um das eines Haustieres handelt. Haustiere haben aber, durch die Domestikation bedingt, kleinere Gehirne als ihre wildlebenden Stammformen (Herre und Röhrs 1973). Leider stand mir kein Material der Wildart *Mustela vison* Schreber, 1777 zur Verfügung. Auch liegen noch keine Ergebnisse über das Ausmaß der Hirnreduktion dieser Art im Hausstand vor, so daß die hier gewonnenen Daten am Farmnerzgehirn mit Einschränkung betrachtet werden müssen. Die Progressionsindices für Neocortex zeigen praktisch die gleiche Gruppierung der Mustelidenarten in etwas stärkerer Ausprägung. Nur in der dritten Stufe zeichnet sich der südamerikanische Marder *Galictis cuja* durch etwas stärkere Neocortexausbildung gegenüber dem europäischen Steinmarder *Martes foina* aus. Das Ausmaß der Neocorticalisation ist ein Gradmesser für die Beurteilung der Evolutionshöhe von Säugetieren (Starck 1962, 1965; Stephan 1967). Deshalb sind für die untersuchten Musteliden jene vier Evolutionsniveaus anzunehmen, die schon durch die Cerebralisation deutlich wurden.

In den übrigen Hirnteilen wird diese Gruppierung von geringster zu stärkster Entfaltung durchbrochen. Damit im Zusammenhang fällt auf, daß die ermittelten Indices für alle Hirnteile innerhalb einer Art bei einigen Spezies weniger stark, bei anderen wiederum in stärkerem Ausmaß um den Progressionsindex für Gesamthirnvolumen schwanken können. Die Arten *Mustela erminea, Mustela vison* f. fam., *Conepatus humboldti, Conepatus chinga rex, Martes foina* und *Meles meles* zeigen Indices für die einzelnen Hirnteile, die von geringster zu höchster Progression nur um 0,2 bis 0,5 Indexeinheiten voneinander abweichen. Damit wird für diese Musteliden eine praktisch gleichgroße Zunahme aller Hirnteile deutlich, gleichgültig welche Cerebralisationsstufe erreicht wurde. Bereits Starck (1965) betont, daß auf Grund der Durchdringungsstruktur des Gehirns Massenzunahme eines Hirnteils mit Massenzunahme der übrigen Teile notwendigerweise verknüpft ist.

Die Hirnteilindices der südamerikanischen Marder *Galictis cuja* und *Eira barbara* hingegen unterscheiden sich jedoch bereits um 0,9 bzw. 1,1 Indexeinheiten und die des südamerikanischen Otters *Pteronura brasiliensis* sogar von 1,3 im Zwischenhirn bis 2,8 im Neocortex, also um 1,6. Bei Huron und Tayra zeigen Medulla oblongata und Cerebellum vergleichsweise geringere Progressionen, Mesencephalon, Diencephalon, Telencephalon und Neocortex, aber stärkere Größenentfaltung. Möglicherweise verbergen sich darin Spezialisationen nervöser Funktionssysteme besonderer Art. Bei *Pteronura brasiliensis* bleibt vergleichsweise das Diencephalon in seiner Größe besonders unverändert (Index 1,3), der Neocortex dagegen zeichnet sich durch erhebliche Progression aus (Index 2,8). Die deutliche Differenz zwischen Telencephalon- und Neocortexindex bei dieser Art ist wahrscheinlich auf Rückbildung olfaktorischer Hirnzentren zurückzuführen, die den Progressionsindex des Endhirns verringert. Besonders geringe Ausbildung olfaktorischer Hirnstrukturen wurden schon vorher erwähnt und auf die aquatile Lebensweise dieser Tiere zurückgeführt (Thiede 1966). Auf den Zusammenhang von aquatiler Lebensweise und besonderer Hirnform und Hirnzusammensetzung weisen auch Jelgersma (1934), Stephan und Bauchot (1959) und Stephan und Spatz (1959) hin.

Abschließend sei vermerkt, daß die südamerikanischen Musteliden insgesamt stärkere Cerebralisation, Telencephalisation und Neocorticalisation zeigen als die Gesamtheit der mitteleuropäischen Musteliden. Sie sind deshalb als evoluierter anzusehen. Über nordamerikanische Arten dieser Familie liegen meines Wissens keine vergleichbaren Untersuchungen vor.

Zusammenfassung

Die Gehirne der südamerikanischen Mustelidenarten *Conepatus chinga rex, Conepatus humboldti, Galictis cuja, Eira barbara* und *Pteronura brasiliensis,* eines europäischen *Meles meles* und eines nordamerikanischen *Mustela vison* f. familiaris wurden untersucht. Mit Hilfe der Schnittserienmethode konnten die Volumina der fünf klassischen Hirnteile, sowie die Größen von Neocortex, Bulbus olfactorius und *restlichem Endhirn* bestimmt werden. Ein Vergleich der Volumengrößen mit denen von *Mustela nivalis* und *Mustela putorius* auf der Basis der interspezifischen Hirn-Körpergewichtsbeziehung ermöglicht die Ermittlung von Progressionsindices. Diese werden diskutiert.

Summary

On the Evolution of Brain Characteristics of Central-European and South-American Mustelids. II. Quantitative Investigations on the Brains of South-American Mustelids

The brains of the South-American species of mustelids *Conepatus chinga rex, Conepatus humboldti, Galictis cuja, Eira barbara* and *Pteronura brasiliensis,* of a European *Meles meles* and a North-American *Mustela vison* f. familiaris were investigated. By means of the series section method the volumes of the five classical parts of the brain as well as the volumes of the neocortex, olfactory bulb and the remaining part of the forebrain were determined. A comparison of these volumes with those of the brains of *Mustela nivalis* and *Mustela putorius* on the basis of interspecific relationship between brain weight and body weight allows the estimation of progression indices. These indices were discussed.

Literatur

Cabrera, A. (1957): Catálogo de los mamiferos de América del Sur. Buenos Aires: Imprenta y Casa Editora Con.

Herre, W.; Thiede, U. (1965): Studien an Gehirnen südamerikanischer Tylopoden. Zool. Jb. Anat. **82,** 155—176.

Herre, W.; Röhrs, M. (1973): Haustiere — zoologisch gesehen. Stuttgart: Fischer.

Jelgersma, G. (1934): Das Gehirn der Wassersäugetiere. Eine anatomische Untersuchung. Leipzig: Barth.

Kipp, H. (1965): Beitrag zur Kenntnis der Gattung *Conepatus* Molina, 1782. Z. Säugetierkunde **30,** 193—232.

Schumacher, U. (1963): Quantitative Untersuchungen an Gehirnen mitteleuröpäischer Musteliden. J. Hirnforschung **6,** 137—163.

Simpson, G. G. (1945): The principles of classification and a classification of mammals. Bull. Amer. Mus. natur. Hist. **85,** 350 S.

Starck, D. (1962): Die Evolution des Säugetiergehirns. Wiesbaden: Steiner.

— (1965): Die Neencephalisation (Die Evolution zum Menschenhirn). In: Heberer (Hrsg.), Menschliche Abstammungslehre; Fortschritte der Anthropogenie. Göttingen: Fischer, 103 bis 144.

Stephan, H. (1960): Methodische Studien über den quantitativen Vergleich architektonischer Struktureinheiten des Gehirns. Z. wiss. Zool. **164,** 143—172.

— (1967): Zur Entwicklungshöhe der Insektivoren nach Merkmalen des Gehirns und die Definition der „Basalen Insektivoren". Zool. Anz. **179,** 177—199.

Stephan, H.; Bauchot, R. (1959): Le cerveau du *Galemys pyrenaicus* Geoffroy, 1811 (Insectivora Talpidae) et ses modifications dans l'adaptation à la vie aquatique. Mammalia **23,** 1—18.

Stephan, H.; Spatz, H. (1961): Vergleichend-anatomische Untersuchungen an Insektivorengehirnen. Versuch einer Zuordnung von Hirnbau und Lebensweise. Morph. Jb. **103,** 108—114.

Thenius, E.; Hofer, H. (1960): Stammesgeschichte der Säugetiere. Göttingen: Springer

Thiede, U. (1966): Zur Evolution von Hirneigenschaften mitteleuropäischer und südamerikanischer Musteliden. I. Innerartliche Ausformung und zwischenartliche Unterschiede äußerlich sichtbarer Merkmale. Z. zool. Syst. Evolut.forsch. **4,** 318—377.

Anschrift der Verfasserin: Dr. Ulrike Thiede geb. Schumacher,
D-4300 Essen-Stadtwald, Schellstraße 20

Weitere Untersuchungen zur Nahrungsökologie „wildernder" Hauskatzen (*Felis sylvestris* f. catus Linné, 1758)

Von Günter Heidemann

Aus dem Institut für Haustierkunde der Christian-Albrechts-Universität Kiel
Direktor: Prof. Dr. Dr. h. c. W. Herre

Eingang des Ms. 20. 10. 1972

I. Einleitung

Die *wildernde* Hauskatze wird in ihrer Bedeutung für die freilebende Kleintierwelt sehr unterschiedlich beurteilt. Jägerschaft und Vogelliebhaber bewerten sie vielfach als „Schädling" für Niederwild- und Kleinvogelbestände (Artz 1972; Behnke 1960, 1970; Schomburg 1970; Stach-Eiserhardt 1965; Welzel 1969), während Katzenhalter und Tierschutzorganisationen ihre Harmlosigkeit bzw. ihre regulatorische Funktion an Nagerbeständen hervorheben (Weichert 1967). Leyhausen (1956, 1963a, 1963b) kommt auf Grund seiner ethologischen Studien zu dem Schluß, daß der Schaden, den Katzen an Vögeln und Niederwild anrichten, stets gering sein muß und empfiehlt sogar, sie gezielt als Regulatoren von Nagern im Freiland einzusetzen. Der Vorschlag von Leyhausen (1963b), „Magenuntersuchungen an geschossenen, angeblich wildernden Katzen in großem Umfang und jahrüber für mehrere Jahre" durchzuführen, um Belege zu ihrer Nahrungsökologie zu erarbeiten, blieb längere Zeit unberücksichtigt.

Während aus den Vereinigten Staaten bereits einige Befunde vorliegen, die durch direkte Beobachtung, Kot- und Mageninhaltsanalysen gewonnen wurden (Davis 1957; Errinton 1936; Hubbs 1951; Pearson 1964; Toner 1956 u. a.), fehlen solche aus dem mitteleuropäischen Raum weitgehend. Farsky (1944) untersuchte in der Tschechoslowakei 96 Mageninhalte, Lüps (1972) im Kanton Bern 135, Joemmanbaks (briefl.) in den Niederlanden 69 Exemplare. Heidemann und Vauk (1970) lagen 67 Individuen zur Bearbeitung vor. Spittler (briefl.) beabsichtigt die Analyse von Beuteresten von etwa 150 Tieren.

Ziel der vorliegenden Arbeit ist, einen weiteren Beitrag zur Kenntnis der Nahrungsgewohnheiten „wildernder" Katzen zu leisten und damit Material für die Diskussion um die ökologische Funktion dieser Haustiere im Freiland bereitzustellen.[1]

II. Material

a. Umfang des Materials, zeitliche Verteilung

Zur Untersuchung gelangten die Magen-Darminhalte von insgesamt 171 Katzen, die in den Jahren 1970, 1971 und 1972 gesammelt wurden. Dieses Material gliedert sich wie folgt: 156 Tiere wurden in verschiedenen Teilen der Bundesrepublik mit Schwer-

[1] Herrn Dr. G. Vauk, Vogelwarte Helgoland, fühle ich mich für die Anregung zu dieser Arbeit sowie zahlreiche wertvolle Hinweise sehr zu Dank verpflichtet.

Z. Säugetierkunde 38 (1973) 216—224

ASTM-Coden: ZSAEA 7

punkt in Norddeutschland als streunend erlegt oder gefangen bzw. auf Landstraßen überfahren gefunden. 11 Tiere wurden im Juni 1971 nach behördlicher Anordnung in einer Stadtrandsiedlung getötet, 4 Tiere stammen von der Insel Helgoland (Oktober, November). Von besonderem Interesse für die vorliegende Fragestellung sind die als „wildernd" in der freien Landschaft gesammelten Tiere. Zum überwiegenden Teil wurden diese im Sommer (Juni bis August, 65 Ex.) und Herbst (September bis November, 59 Ex.) gesammelt. Aus dem Frühjahr (März bis Mai) und Winter (Dezember bis Februar) stammen jeweils 16. Tabelle 1 gibt einen Überblick über die zeitliche Verteilung der Sammeldaten nach Monaten.

Tabelle 1

Zeitliche Verteilung der Sammeldaten (1970, 1971, 1972)

Januar	9	April	4	Juli	32	Oktober	7
Februar	4	Mai	8	August	18	November	16
März	4	Juni	15	September	36	Dezember	3
						Total	156

b. Biotope und Fundorte

Für 100 der 156 Individuen liegen verwertbare Angaben zum Biotop vor, in dem sie getötet wurden. Demnach hielten sich 68 Individuen (= 68 %) im freien Feld auf, 13 (= 13 %) im Wald, 12 (= 12 %) auf buschbestandenen Flächen und 7 (= 7 %) am Feld-Waldrand.

In der Mehrzahl der Fälle wurden die hier untersuchten streunenden Katzen in Entfernungen von mehr als 200 Metern zum nächsten Haus angetroffen (Tabelle 2). Daten von 112 Tieren liegen dazu vor.

Tabelle 2

Entfernung von 112 Erlegungsorten zum nächsten Haus

0	—	100 Meter	8 Ex.	7,2 %
100	—	200 Meter	2 Ex.	1,8 %
200	—	500 Meter	37 Ex.	33,0 %
500	—	1000 Meter	26 Ex.	23,2 %
1000	—	∞ Meter	39 Ex.	34,8 %
			112 Ex.	100,0 %

c. Geschlechterverhältnis und Fellzeichnung

Von 104 der 156 im Freiland getöteten Katzen ist das Geschlecht bekannt. Danach sind 64 ♂♂ (= 61,5 %) und 40 ♀♀ (= 38,5 %). Ein leichter Überhang von männlichen Tieren scheint die Regel zu sein. So fand Hubbs (1951) ein Geschlechterverhältnis von 52,2 % ♂♂ zu 47,8 % ♀♀, Leopold (1931, zit. n. Hubbs) 77,5 % ♂♂ zu 22,5 % ♀♀, Joemmanbaks (briefl.) 72,5 % ♂♂ zu 27,5 % ♀♀, Heidemann und Vauk (1970) 58,2 % ♂♂ zu 41,8 % ♀♀.

Vorwiegend grau gefärbte Katzen sind durch einen hohen Anteil vertreten. Von 132 Exemplaren waren 54 (= 40,9 %) grau, 46 (= 34,8 %) schwarz-weiß, 19 (= 14,4 %) rein schwarz. Der Rest von 14 verteilt sich auf seltenere Färbungen (rotbraun, graublau, rein weiß).

III. Methode

Bei allen Tieren wurde der Magen-Darmtrakt einschließlich Rectum entnommen und in einer zehnprozentigen Formalinlösung bis zur Bearbeitung aufbewahrt. Für die Analyse der Beutereste wurde der Inhalt herausgespült, gewässert und in einem feinen Sieb kurz ausgeschwenkt.

Zur Bestimmung wurde die herkömmliche Fachliteratur herangezogen: Brohmer (1971), Gaffrey (1953), März (1961). In Zweifelsfällen benutzte ich Material aus der Sammlung des Institutes für Haustierkunde, Kiel, zum Vergleich.

IV. Ergebnisse

Etwa die Hälfte der 156 streunenden Katzen hatte ihre Nahrung ausschließlich aus dem Freiland bezogen. Bei mehr als einem Viertel war neben Feldbeute Hauskost nachzuweisen. Ausschließlich Hauskost fand ich bei 27 Individuen. Bei 11 Tieren war der Magen-Darmtrakt völlig leer bzw. enthielt nur wenige unbestimmbare Reste, vermutlich Rückstände aus Hauskost (Tabelle 3).

Tabelle 3

Inhalte von 156 Magen-Darmtrakten

Nur Feldbeute	77	49,4 %
Feldbeute und Hauskost	41	26,3 %
nur Hauskost	27	17,3 %
leer bzw. ohne Befund	11	7,0 %
	156	100,0 %

Die im Freiland aufgenommene Nahrung bestand fast ausnahmslos aus tierischer Beute. Grashalme und Strohreste wurden gelegentlich gefunden, sind jedoch wahrscheinlich mehr zufällig beim Fang von Bodentieren gefressen worden. Tabelle 4 gibt einen Überblick über Zusammensetzung und Häufigkeit der verschiedenen Beutetiere, die bei 118 Katzen gefunden wurden.

Die Betrachtung der Zusammensetzung der Feldbeute lehrt, daß kleine Säugetiere – zum überwiegenden Teil Nager – den Hauptanteil ausmachen (93,5 %). Die weit verbreitete Ansicht, daß Vögel den größten Anteil in der Skala der Beutetiere stellen, kann durch diesen Befund (4,4 %) nicht gestützt werden. Auch die Ergebnisse von Untersuchungen anderer Autoren weisen in diese Richtung. So fand Nilsson (1940, zit. n. Hubbs) bei 86 Katzen 61,8 % Säuger und nur 18,9 % Vögel-Volumenanteile, Errington (1936) fand in 50 Mägen 57 Säuger und 9 Vögel, McMurry und Sperry (1941) in 84 Mägen 55 % Säuger, 4 % Vögel. Bradt (1949) registrierte bei einer zahmen Katze, die einen Großteil ihrer Beute ins Haus trug und dort ablegte, 1623 Kleinsäuger, aber nur 62 Vögel. Bei den von Hubbs (1951) untersuchten Katzen waren 76,7 % der erbeuteten Wirbeltiere Säuger, 19,4 % Vögel, bei Heidemann und Vauk (1970) überwogen Säuger mit 92,1 % gegenüber 2,6 % Vögeln bei insgesamt 115 Beutetieren.

Säugetiere

In 105 der 118 Feldbeute enthaltenden Magen-Darmtrakte befanden sich Reste von 317 Säugetieren, die drei Ordnungen angehören: Insectivora, Lagomorpha, Rodentia.

Spitzmäuse werden von Katzen wohl getötet, aber nur in seltenen Fällen gefressen, KIRK (1969). So verwundert es nicht, daß lediglich zwei *Sorex minutus* nachgewiesen werden konnten. Bei beiden Exemplaren fiel auf, daß sie kaum von der Katze mit den Zähnen bearbeitet, sondern nahezu unversehrt abgeschluckt worden waren. BRADT (1949) beobachtete unter den erwähnten 1623 Kleinsäugern 15 Spitzmäuse, die wohl von der Katze eingetragen, nicht aber verzehrt wurden. MCMURRY (1945) fand in einem von 223 Katzenmägen 3 Spitzmäuse *(Cryptotis parva)*, ERRINGTON (1936) in 50 Mägen ein Exemplar der Gattung *Blarina*, NILSSON (1940) hingegen 6 *Sorex vagrans* und ferner zwei Maulwürfe (*Scapanus* spec.) in 86 Mägen.

Tabelle 4

Zusammensetzung der Feldbeute und Häufigkeit der verschiedenen Beutetiere

	n	%
Mammalia		
Insectivora		0,6 %
Sorex minutus	2	
Lagomorpha		3,8 %
Oryctolagus cuniculus iuv.	13	
Rodentia		89,1 %
Muridae		
Rattus spec.	3	
Mus musculus	1	
Apodemus spec.	5	
Muridae undefiniert	3	
Cricetidae		
Arvicola terrestris	1	
Clethrionomys glareolus	14	
Microtus arvalis	154	
Microtus agrestis	25	
Microtus spec.	88	
Nestjunge Rodentia	8	
Aves		4,4 %
Phasianus colchicus	1	
Gallus bankhiva f. dom.	1	
Troglodytes troglodytes	1	
Passer spec.	1	
Fringilla coelebs	1	
Carduelis chloris	1	
Sturnus vulgaris	1	
Kleinvogelreste undefiniert	5	
Jungvögel undefiniert	3	
Reptilia		0,6 %
Lacerta spec.	1	
Anguis fragilis	1	
Arthropoda		1,2 %
Saltatoria	1	
Coleoptera	2	
Hymenoptera	1	
Mollusca		0,3 %
Lymnaea spec.	1	
Total	339	100,0 %

Kaninchen *(Oryctolagus cuniculus)* ähneln in Aussehen und Lebensgewohnheiten kleinen in Erdbauten lebenden Nagern und entsprechen dem Beutebild der Katze (LEYHAUSEN 1956). Mit 13 Exemplaren stellen sie allerdings nur 4,1 % der gesamten Säugermenge. HUBBS (1951) fand unter 381 Säugern 37 (= 9,7 %) Lagomorpha (*Lepus californicus, Sylvilagus* spec.) HEIDEMANN und VAUK (1970) 2,8 % Wildkaninchen unter 106 Säugern. Offenbar werden vorwiegend Jungkaninchen getötet und verzehrt. Ein adultes Individuum fand sich in keinem Fall. Es erscheint weiterhin auffällig, daß von den getöteten Kaninchen stets zwei oder mehr Pfoten, häufig Teile vom Kopf, gelegentlich geringe Mengen von

Muskulatur — vermutlich aus dem Extremitätenbereich — gefressen waren, nie jedoch ganze Tiere.

Die Ordnung Rodentia stellt 302 von 317 nachgewiesenen Säugetieren in der Beute der hier untersuchten Katzen. Wühlmäuse (Fam. Cricetidae) sind mit 95,9 % gegenüber 4,1 % echten Mäusen (Fam. Muridae) vertreten. Einen ähnlichen Befund brachte bereits die Untersuchung von HEIDEMANN und VAUK (1970): 93,8 % Wühlmäuse, 6,2 % echte Mäuse.

Es stellt sich die Frage nach den Ursachen des hohen Anteils von Wühlmäusen, namentlich der Feldmaus *(Microtus arvalis)*. Möglicherweise läßt sich eine Beziehung zu der Beobachtung sehen, daß 68 % der „wildernden" Katzen (HEIDEMANN und VAUK 1970: 58,8 %) im freien Feld angetroffen wurden, dem Lebensraum der Feldmaus also. Ob Katzen nach dem Zusammenbruch von Feldmausbeständen auf andere Nagerarten als Beute ausweichen oder aber den wenigen verbliebenen Individuen weiterhin nachstellen, ist ungeklärt. Es ist jedoch zu vermuten, daß sie in der Lage sind, sich in ihren Nahrungsgewohnheiten umzustellen. Das zeigen z. B. die Katzen der Insel Helgoland (s. u.). PEARSON (1964) zeigte, daß Carnivoren (wildernde Katzen, Füchse, Waschbären, Skunks) sich zunächst im wesentlichen aus einer starken Population von Wühlmäusen der Gattung *Microtus* ernährten, nach deren Zusammenbruch jedoch in die Bestände von *Reithrodontomys, Mus* und *Thomomys* eingriffen. Von der Waldohreule *(Asio otus)* ist bekannt, daß sie bei einem geringen Angebot ihres spezifischen Beutetieres, der Feldmaus *(Microtus arvalis)*, auf andere Arten ausweicht und sogar Vögel in größeren Mengen schlägt (HARTWIG und VAUK 1969; REISE 1972). HUBBS (1951) fand unter den von Katzen erbeuteten Nagern *Mus musculus* in der Überzahl. In dem von ihm untersuchten Gebiet waren sie in hoher Anzahl weit verbreitet, sowohl in Kornspeichern als auch auf den Getreidefeldern.

Vögel

In 13 von 118 Magen-Darminhalten wurden 15 Vögel gefunden (Tab. 4). Der aufgeführte Fasan *(Phasianus colchicus)* war ein adulter Hahn und mit hoher Wahrscheinlichkeit bereits längere Zeit tot, bevor er von der Katze gefressen wurde. Sein Fleisch war übersät mit Fliegeneiern. HUBBS (1951), dessen Untersuchungsmaterial in einem Gebiet mit außergewöhnlich hohen Fasanenbeständen gesammelt worden war, fand unter 97 Vögeln 33 Fasanen, also etwa ein Drittel der gefressenen Vögel oder 6,7 % der gesamten Wirbeltierbeute. Faßt man meinen jetzt vorliegenden Befund und das Ergebnis von HEIDEMANN und VAUK (1970) zusammen, so finden sich unter insgesamt 445 Beutetieren 2 Fasanenhähne, die beide vermutlich nicht durch Katzen den Tod gefunden haben. Diese beiden Fasanen repräsentieren 0,4 % der tierischen Gesamtbeute oder 10 % der nachgewiesenen Vögel. Demnach läßt sich nicht die Annahme stützen, daß "wildernde" Katzen pauschal für einheimische Fasanenbestände eine bedeutende Gefahr darstellen. Lediglich in Fasanerien bzw. enorm überhöhten Beständen können u. U. größere Eingriffe erwartet werden. Vom Haushuhn (*Gallus bankhiva* f. dom.) fanden sich geringe Reste eines Jungvogels (Schnabel, Federn).

Daß für Kleinvögel entgegen der allgemeinen Ansicht nur eine relativ geringe Gefahr von den Katzen ausgeht, vermutete bereits LEYHAUSEN (1956, 1963b). HUBBS (1951) zeigte, daß von 498 Wirbeltieren 58 (= 11,6 %) Kleinvögel waren. HEIDEMANN und VAUK (1970) fanden unter 111 Wirbeltieren 3 (= 2,7 %) Kleinvögel. Bei der europäsischen Wild-Katze, deren Nahrungsgewohnheiten möglicherweise nicht ohne weiteres mit denen der Hauskatze vergleichbar sind, weisen CONDÉ, NGUYEN-THI-THU-CUC, VAILLANT und SCHAUENBERG (1972) unter 471 Wirbeltieren höchstens 5 (= 1,1 %) Kleinvögel nach. Die vorliegende Untersuchung erbrachte einen Anteil von 13 Kleinvögeln an 334 Wirbeltieren (= 3,9 %).

Reptilien

Zu dieser Klasse liegt nur der Befund von einer im Mai getöteten Katze vor, bei der Reste einer Eidechse (*Lacerta* spec.) und einer Blindschleiche *(Anguis fragilis)* neben Hauskost im Magen gefunden wurden. Demnach ist zu vermuten, daß Reptilien nur eine Zufallsbeute im Freiland jagender Katzen darstellen.

Wirbellose

Wirbellose, namentlich Insekten, können von Katzen in den Sommermonaten in relativ großen Mengen gefangen werden. Hubbs (1951) fand Grillen *(Gryllus assimilis, Stenopelmatus* spec.) in hoher Anzahl, weiterhin Heuschrecken, aasliebende Insekten, Wasserläufer, Ameisen etc. McMurry und Sperry (1941) wiesen an 50 Katzenmägen 12,5 Volumenprozente Insektennahrung — vornehmlich Heuschrecken und Grillen nach, Hubbs (1951) 7,4 Volumenprozente. Bei den von mir untersuchten Tieren war der Anteil wesentlich geringer: 4 Katzen hatten 1 Heuschrecke, 2 Käfer (Fam. Carabidae) und eine Wespe gefressen. 1 Schnecke (*Lymnaea* spec.) ist vermutlich mehr zufällig aufgenommen worden. Die Schalenhöhe dieses Tieres betrug 3 mm.

Hauskost

68 der 156 streunenden Hauskatzen hatten entweder nur Hauskost (27) bzw. Hauskost und Feldbeute (41) aufgenommen. Eine Analyse der von den Katzen verzehrten, vom Menschen gereichten Zusatzfütterung erscheint bei einer Untersuchung der Nahrungsgewohnheiten „wildernder Katzen" zweitrangig. Dennoch seien die Befunde der Vollständigkeit halber erwähnt (Tabelle 5).

Tabelle 5

Zusammensetzung der Hauskost

Kartoffeln	22 ×	Milch	3 ×
Fleischreste	12	Brot	2
Wursthaut	12	Aalhaut	1
Gemüse	9	Vogelfutter (Samen)	1
Fischreste	6	Reis	1
Speckschwarte	6		

Außer Hauskost und Feldbeute finden sich im Magen-Darmtrakt von Katzen gelegentlich Objekte, welche entweder gewissermaßen im Spiel oder aber zusammen mit anderer Nahrung *ungewollt* abgeschluckt werden. Tabelle 6 gibt eine Übersicht über die gefundenen Fremdstoffe.

Tabelle 6

Fremdstoffe in der Nahrung von Katzen

Zeitungspapier 8 cm²	1 ×	Stanniol 1,5 cm²	1 ×
Papier	3	Alu-Klemme von Wurst	1
Bindfaden	3	Schaumgummi 4 cm²	1
Weckglasgummi 2,5 cm²	1	Bleistiftmine	1
Watte	2	Stanniol 1,5 cm²	1 ×

Befunde an Katzen aus einem Stadtrandgebiet

Diese 11 Katzen waren insofern von Interesse, als ihnen von ihren Besitzern relativ wenig Futter, jedoch freier Auslauf in ein angrenzendes umfangreiches Gartengelände gewährt wurde. Es war zu erwarten, daß diese Tiere einen Teil ihres Nahrungsbedarfs aus dem Freiland bezogen. Das Ergebnis der Magen-Darminhaltsbestimmung war negativ: neben käuflichem Katzen-Konservenfutter konnte lediglich eine Heuschrecke nachgewiesen werden.

Befunde an Katzen der Insel Helgoland

Durch das Fehlen von Kleinsäugern außer Hausmaus *(Mus musculus)* und Kaninchen *(Oryctolagus cuniculus)* einerseits und durch ein zeitweise enorm hohes Angebot von Zugvögeln andererseits bietet die Insel Helgoland besondere ökologische Bedingungen. Diese können sich in der Nahrungsökologie dort jagender Carnivoren niederschlagen (Hartwig und Vauk 1969).

Vier Katzen standen für diese Untersuchung zur Verfügung. Eine hatte nur Hauskost (Brot) verzehrt, die drei übrigen hatten einen Grünfinken *(Carduelis chloris)* sowie zwei weitere nicht näher identifizierte Kleinvögel erbeutet. Zwar ist dieses Material gewiß nicht repräsentativ, jedoch deuten diese sowie die von Heidemann und Vauk (1970) erzielten Befunde (in 7 Mägen 1 Nager, 4 Singvögel, 1 Kaninchen) darauf hin, daß Helgoländer Katzen auf Grund der außergewöhnlichen Zusammensetzung des Beuteangebotes ein entsprechend verändertes Nahrungsbild zeigen.

V. Diskussion

Das für diese Untersuchung zur Verfügung stehende Material hat den Nachteil, daß es lediglich eine Analyse der von „wildernden“ Katzen tatsächlich verzehrten Beute erlaubte, nicht darüber hinaus einen Einblick in die artliche und prozentuale Zusammensetzung der nur getöteten, dann aber verlassenen Beutetiere. Aus den Ergebnissen der Beobachtungen von Bradt (1949) ist jedoch zu folgern, daß diesbezüglich kaum eine erhebliche qualitative Diskrepanz zu erwarten ist. Obendrein ist wahrscheinlich, daß nicht alle Katzen ihren Fang zurücklassen, ohne davon gefressen zu haben.

Der Vorteil dieses Materials bestand darin, daß nicht nur Mageninhalte bestimmt werden konnten, sondern auch Nahrungsreste aus dem übrigen Darmtrakt einschließlich Rectum. So war es möglich, bei einer größeren Anzahl von Individuen einen Überblick über die „Ernährungsgeschichte“ eines längeren Zeitraumes bis zu drei Tagen (Krumbiegel 1953) zu gewinnen.

Die Ergebnisse dieser Arbeit lehren und bestätigen, daß im Freiland jagende Hauskatzen in erster Linie Nagetiere töten und verzehren (89,1 %). In Übereinstimmung mit den Schlußfolgerungen verschiedener Autoren (Hubbs 1951; Leyhausen 1956, 1936b; Pearson 1964) kann die Vermutung aufrechterhalten werden, daß Katzen bei der Regulierung von Nagerbeständen gemeinsam mit anderen Carnivoren durchaus eine beachtenswerte Funktion einnehmen können.

Der Anteil jagdbaren Wildes an der hier nachgewiesenen Beute beträgt 4,1 % (nur Jagdfasan und Wildkaninchen) und liegt wesentlich niedriger als allgemein angenommen wird. Kaninchen und Fasan sind Wildarten, die in der Regel in hohen Individuenzahlen verbreitet sind. So besteht Grund zu der Annahme, daß sie bei nicht zu hoher Katzendichte kaum ernsthaft gefährdet sind. Denkbar erscheint allerdings, daß in Gebieten, in denen die Niederwildproduktion eine vorrangige Bedeutung einnimmt, durch eine größere Anzahl dort jagender Katzen empfindliche Schäden zu erwarten

sind, vor allen Dingen in der Brutzeit und der Aufzuchtzeit der Jungtiere, wie Earl (1950), Hubbs (1951) und Farsky (1944) zeigten.

Zusammenfassung

Es wurden Magen-Darminhalte von insgesamt 171 Katzen auf die qualitative und quantitative Zusammensetzung der Nahrung hin untersucht. 156 Exemplare galten als sogenannte „wildernde" Katzen, 11 Tiere stammen aus einer Stadtrandsiedlung, 4 Tiere von der Insel Helgoland. Es zeigte sich, daß der überwiegende Teil der Beute dieser Individuen aus Nagern bestand (89,1 %). Insectivora waren mit 0,6 %, Lagomorpha mit 3,8 % an der Gesamtzahl der nachgewiesenen Beutetiere beteiligt. Der Prozentsatz gefangener Vögel ist mit 4,4 % weitaus niedriger als allgemein vermutet wurde. Reptilien, Arthropoden und Molluscen (2,1 %) scheinen nur eine geringe Bedeutung in der Ernährung im Freiland jagender Katzen zu haben. An die Befunde der Untersuchungen an wenigen Katzen der Insel Helgoland wird die Vermutung geknüpft, daß die Hauskatze sich in ihren Ernährungsgewohnheiten umzustellen vermag, wenn ihre spezifischen Beutetiere fehlen bzw. in nur geringer Anzahl vorhanden sind, andere Arten jedoch statt dessen überwiegen.

Summary

Further investigations on the food habits of feral house cats

A total of stomach- and gut-contents of 171 cats were analysed. 156 individuals were so called "poaching" cats, 11 were killed in close vicinity to a town, 4 were caught on the island of Helgoland. The majority of the prey of these animals consisted of rodents (89,1 %). 0,6 % and 3,8 % of the total consisted of Insectivora und Lagomorpha respectively. The percentage of killed birds is with 4,4 % lower than generally expected. Reptiles, Arthropoda and Mollusca (2,1 %) seem to be of less importance. According to tentative results of investigations on the 4 cats from Helgoland it is supposed, that this predator is able to change its habits of nutrition if other prey species are more abundant than their common prey.

Literatur

Artz, H. (1972): Hegenotizen aus einem Niederwildrevier. Wild u. Hund **74**, 53—54.

Behnke, H. (1960): Raubwildjagd und Raubzeugbekämpfung im Revier des hegenden Jägers. Meldorf.

— (1970): Bilderfibel der Hege. München.

Bradt, G. W. (1949): Farm cat as predator. Michigan Conservation **18**, 332—342.

Brohmer, P. (1971): Fauna von Deutschland. Heidelberg.

Condé,. B; Nguyen-Thi-Thu-Cuc; Vaillant, F.; Schauenberg, P. (1972): Le régime alimentaire du chat forestier en France. Mammalia **36**, 112—119.

Davis, E. D. (1957): The use of food as a buffer in a predator — prey system. Journ. Mammal. **38**, 466—472.

Earl, J. P. (1950): Production of mallards on irrigated land in the Sacramento Valley. California. Journ. Wildl. Management **41**, 332—342.

Errington, P. L. (1936): Notes on food habits of the southern Wisconsin house cats. Journ. Mammal. **17**, 64—65.

Farsky, O. (1944): Potrava toulavých koček. Moravské Přírodovédecké Společnosti XVI, 16, 1—28.

Gaffrey, G. (1953): Die Schädel der mitteleuropäischen Säugetiere. Abhdlg. u. Ber. a. d. Staatl. Mus. f. Tierkunde — Forschungsinstitut Dresden **21**.

Hartwig, E.; Vauk, G. (1969): Zug, Rast und Nahrung der auf Helgoland durchziehenden Waldohreulen *(Asio otus)*. Die Vogelwarte **25**, 13—19.

Heidemann, G.; Vauk, G. (1970): Zur Nahrungsökologie „wildernder" Hauskatzen. Z. Säugetierkunde **35**, 185—190.

Hubbs, E. L. (1951): Food habits of feral house cats in the Sacramento Valley. Calif. Fish and Game **37**, 177—189.

Kirk, G. (1969): Nochmals zur Frage: Werden Spitzmäuse von der Hauskatze erbeutet und gefressen? Säugetierkdl. Mitt. **17**, 2, 181.

Krumbiegel, I. (1953): Biologie der Säugetiere **1**, 115, Krefeld.

Leopold, A. (1931): Report on a game survey of the North Central States. Sporting Arms and Ammunition Manufacturer's Inst.

LEYHAUSEN, P. (1956): Das Verhalten der Katzen. Handb. Zool. **10**, 1—34.
— (1963a): Die Katze in der Nagetierbekämpfung. Information **9**, 7—8.
— (1963b): Vogelschutz — Jagdschutz — Katzenschutz — Naturschutz —Tierschutz. Information **11**, 4—6.
LÜPS, P. (1972): Untersuchungen an streunenden Hauskatzen im Kanton Bern. Naturhist. Museum Bern, Kleine Mitt. Nr. **4**, 1—8.
MÄRZ, R. (1969): Gewöll- und Rupfungskunde. Berlin.
MCMURRY, F. B. (1949): Three shrews, *Cryptotis parva,* eaten by a feral house cat. Journ. Mammal. **26**, 94.
MCMURRY, F. B.; SPERRY, C. C. (1941): Food of feral house cats in Oklahoma. Journ. Mammal. **26**, 185—190.
NILSSON, N. N. (1940): A study of the domestic cat in relation to game birds in the Willamette Valley, Oregon. Master of Arts thesis. Corvallis, Oregon State College.
PEARSON, O. P. (1964): Carnivore-mouse predation: an example of its intensity and bioenergetics. Journ. Mammal. **45**, 177—188.
REISE, D. (1972): Untersuchungen zur Populationsdynamik einiger Kleinsäuger unter besonderer Berücksichtigung der Feldmaus, *Microtus arvalis.* Z. Säugetierkunde **37**, 65—97.
SCHOMBURG, B. (1970): Hilf mit, unsere Vogelwelt in ihrem Artenreichtum zu erhalten. Schriftenr. d. Sternbergkreises e. V., Osnabrück, **9**.
STACH-EISERHARDT (1965): Jagd und Fang des Raubwildes. Hamburg u. Berlin.
TONER, G. C. (1950): House cat predation on small mammals. Journ. Mammal. **37**, 119.
WELZEL, E. (1969): Katzen, wie sie noch keiner erlebte. Wild u. Hund **15**, 361—362.
WEICHERT, H.-J. (1967): Die Katze — das gefährlichste Raubtier? Informationen **21**, 2—3.

Anschrift des Verfassers: Dr. GÜNTER HEIDEMANN, Institut für Haustierkunde der Universität Kiel, 23 Kiel, Olshausenstraße 40—60

Zur Frage römerzeitlicher Hauspferde in Zentraleuropa[1]

Von GÜNTER NOBIS

Mit einer Einleitung von RENATE PIRLING

Aus dem Institut für Ur- und Frühgeschichte der Universität Köln
Laboratorium für Domestikationsforschung und Geschichte der Haustiere

Eingang des Ms. 26. 9. 1972

1. Einleitung

1.1. Ein Bestattungsplatz von Gefallenen der Bataverschlacht in Krefeld-Gellep[2]

In den Jahren 1970 und 1971 wurden in Krefeld-Gellep, dem antiken Gelduba, nördlich des heutigen Dorfes in ca. 500 m Entfernung von dem bekannten römisch-fränkischen Gräberfeld umfangreiche archäologische Untersuchungen durchgeführt. Dabei kamen, neben etlichen Gräbern des 3. und 4. Jahrhunderts, eine Reihe von

[1] Ein kurzer Vorbericht über den archäologischen Befund ist bereits erschienen: R. PIRLING: Ein Bestattungsplatz gefallener Römer in Krefeld-Gellep. Archäologisches Korrespondenzblatt **1**, 1971, 45 f. — Eine ausführliche Studie ist in Vorbereitung, sie soll unter dem Titel: R. PIRLING: „Ein Bestattungsplatz römerzeitlicher Gefallener in Krefeld-Gellep" in Germania **51**, 1973 erscheinen.
[2] Nach Skelettfunden aus der Bataverschlacht 69 n. Chr. bei Krefeld-Gellep.

Z. Säugetierkunde 38 (1973) 224—252

ASTM-Coden: ZSAEA 7

Bestattungen von Menschen und Pferden zutage, die sich deutlich von allen bisher in Gellep aufgedeckten unterscheiden.

Die Gräber lagen in geringer Tiefe, nur ca. 0,70—1,00 m unter der heutigen Oberfläche. Es handelte sich um Körpergräber, die Skelette waren großenteils gut, manche ausgezeichnet erhalten. Die Gruben wurden völlig willkürlich ausgerichtet. Oft lagen die Toten auf der Seite, manchmal mit angezogenen Knien, wohl damit die Gruben so klein wie möglich ausgehoben werden konnten. Mehrmals waren zwei oder drei Tote in einer gemeinsamen Grube bestattet. Einmal lagen in größerer Tiefe in einer völlig ungestörten Grube zwei Schädel, die übrigen Skeletteile waren daneben auf ein Häufchen geschichtet.

Zwischen den menschlichen Bestattungen trafen wir eine größere Anzahl von Pferdegräbern an, insgesamt sind es bis heute 35. Mehrmals wurde eine menschliche Bestattung zusammen mit der eines Pferdes vorgenommen, und zwar stets so, daß der Mensch quer über das Pferd gelegt wurde. Beide lagen in derselben Grube, waren also sicher gemeinsam bestattet worden.

Im allgemeinen wiesen die in der geschilderten Weise beigesetzten Menschen und Pferde keinerlei Beigaben auf. In drei Gräbern aber war dies der Fall, und zwar trug einer der zusammen mit seinem Pferd Bestatteten in der Schultergegend eine Bronzefibel, in einem Grab lag ein Henkelkrug aus Ton, und schließlich hatte eines der Pferde noch ein bronzenes Zaumzeug im Maul. Alle Funde lassen sich in die zweite Hälft des 1. Jahrhunderts n. Chr. datieren.

Die anthropologische Untersuchung des Skelettmaterials, soweit der Erhaltungszustand sie zuließ, ergab, daß es sich durchweg um männliche Bestattungen handelte. Das Alter der Toten liegt zwischen 16—20 und rund 50 Jahren.

Obwohl die Ausgrabungen noch nicht abgeschlossen sind, reicht der Befund schon aus, um eine Deutung wagen zu können. Es ist klar, daß die Bestattungen, der Menschen wie der Pferde, nicht in normaler Weise vorgenommen wurden. Die Gräber müssen in aller Eile ausgehoben, die Toten ebenso eilig begraben worden sein. Manche wirken fast wie in die Gruben geworfen. Auffällig sind die Bestattungen von mehreren Individuen in einer gemeinsamen Grube. Die Datierung der ganzen Gräbergruppe in die zweite Hälfte des 1. Jahrhunderts darf nach den erhaltenen Beigaben als gesichert gelten. In dieser Zeit war Brandbestattung allgemein üblich, und schon aus diesem Grunde fallen die geschilderten Gelleper Gräber völlig aus dem Rahmen. Dies gilt genauso für die Pferdebestattungen mitten zwischen den menschlichen, was auf römischen Friedhöfen völlig unüblich ist. Die Pferdegräber unterscheiden sich durch ihre flüchtige Anlage ganz eindeutig auch von den aus kultischen Gründen vorgenommen und sehr sorgfältig angelegten der fränkischen Zeit. Da die hier vorliegende Untersuchung der Pferdeskelette zeigt, daß es sich durchweg um junge Tiere handelt, sind sie sicher keines natürlichen Todes gestorben.

Aus dem 4. Buch der Historien des Tacitus wissen wir, daß in dem Zeitraum, aus dem die Gräber stammen müssen, genauer im November des Jahres 69, Truppen der batavischen Aufständischen unter Civilis vor dem Lager Gelduba erschienen und hier mit den Römern eine für beide Seiten sehr verlustreiche Schlacht geschlagen haben, die, wie Tacitus schildert, unmittelbar vor dem Lager stattfand. Auch die eben beschriebenen Gräber liegen in unmittelbarer Nähe des Lagers. Wir sind sicher, in ihnen die Gräber der Gefallenen jener Schlacht aus dem Jahre 69 gefunden zu haben.

2. Neueres Schrifttum über römerzeitliche Pferde in Zentraleuropa

2.1. Requate bearbeitete 1962 Tierreste aus dem römischen Kastell Asciburgium, dem heutigen Asberg, Kreis Moers, am linken Rheinufer gegenüber der Ruhrmün-

dung gelegen. Zeitlich stammen die Funde aus dem 1. Jahrhundert (Jh.) n. Chr. Die Pferde waren dort im Widerrist (WRH) 140 bis 150 cm groß; die Länge der distalen Extremitätenknochen wird hervorgehoben.

2.2. Knochenfunde aus der Colonia Ulpia Traiana, einer römischen Stadt bei Xanten am Niederrhein, studierte Waldmann (1966); zeitlich sind die Funde wohl dem 1.–4. Jh. n. Chr. zuzuordnen. Die Pferde hatten im Mittel eine Widerristhöhe von reichlich 1,40 m, wobei die Extremwerte bei 1,27 und 1,55 m liegen. Das entspricht dem bis dahin bekannten oberen Größenbereich der Römerpferde.

2.3. 1968 berichtete Mennerich über römerzeitliche Tierknochen aus drei Fundorten des Niederrheingebietes (Dormagen, Gellep, Froitzheim). Die Pferdereste stammen von ca. zehn Individuen. Sie entsprachen, wie an Hand der Metacarpaliafunde nachgewiesen werden konnte, einem ungewöhnlich schweren Typ. Die zum Teil unterschiedlichen Breitenverhältnisse der römerzeitlichen Pferdemetacarpalia aus dem südlichen und dem nordwestlichen Raum lassen Verf. vermuten, daß die Tiere wenigstens zum Teil nicht importiert, sondern im Lande selbst gezogen wurden.

2.4. Unter den Tierknochen einer römerzeitlichen Siedlung in Bonn befinden sich nach Wendt (1969) kleinere Pferde mit einer Widerristhöhe von 125 cm und größere mit einer durchschnittlichen Höhe von 136 bis 140 cm nebeneinander; besonders große Pferde fehlen. Leider werden keine Maße angegeben.

2.5. Hemmer und Jaeger (1969) untersuchten die Pferdereste aus der Römerzeit (1.–3. Jh. n. Chr.) in Mainz. Die Widerristhöhe dieser Pferde variierte wahrscheinlich zwischen 130 und 145 cm mit der größten Häufigkeit im Bereich um 140 cm. Nach diesen Verff. handelte es sich um eine einheitliche Pferdegruppe. Die Existenz einer kleinwüchsigen Pferderasse wurde bei anderen Autoren wahrscheinlich durch nicht erkannte Fohlenknochen postuliert. Wie in Asciburgium haben auch die römischen Pferde aus Mainz im Verhältnis zur Widerristhöhe sehr lange Metapodien, was sie als „typische Laufpferde“ charakterisiert.

2.6. Die Pferde aus Barsbek (Probstei) gehören zu einer schleswig-holsteinischen Wurtenfauna um Christi Geburt (Nobis 1955); es waren recht kleine Tiere. Anscheinend verkörpern sie eine typische Landrasse der damaligen Zeit.

2.7. Aus einem römischen Kastell in Valkenburg (Prov. Südholland) – 200 v. bis 100 n. Chr. – wurden u. a. 33 Langknochen der Vorder- und Hinterextremität gefunden. Ihre errechnete Höhe im Widerrist schwankt zwischen 130 und 152 cm, der Mittelwert beträgt 140,5 cm (Clason 1967).

2.8. Eine Siedlung aus der römischen Kaiserzeit auf dem „Erbbrink“ bei Seinstedt, Kreis Wolfenbüttel (2. und 3. Jh. n. Chr.), barg u. a. ein vollständiges Pferdeskelett eines neun- bis zehnjährigen ♂, wahrscheinlich eines Wallachs. Seine Widerristhöhe beträgt nach Boessneck und Ciliga (1966) ca. 135 cm. Ein Metacarpus von 234 mm Länge ist der bis zu diesem Zeitpunkt größte ganz erhaltene Mittelhandknochen aus vorgeschichtlicher Zeit für Norddeutschland vom Neolithikum bis zur Römerzeit.

2.9. Ein weiteres Pferdeskelett aus der römischen Kaiserzeit (0–50 n. Chr.) untersuchte Driesch-Karpf (1969) aus einer Grabung am Nordrande des Dorfes Gielde, Kreis Goslar, Niedersachsen. Es handelt sich um ein ♂ Tier, 10–12 Jahre alt, das reichlich 130 cm groß war und damit dem sogenannten „Germanenpony“ entspricht.

2.10. In Cambodonum, dem heutigen Kempten/Allgäu (Anfang des 1. bis Mitte des 3. Jhs. n. Chr.), konnten die Reste von 2–3 Pferden von Boessneck (1957) untersucht werden. Mit Hilfe der Röhrenknochen errechnet sich die Widerristhöhe auf ca. 1,50 m; ein Metacarpus könnte von einem noch größeren, über 1,55 m hohen Tier stammen.

2.11. Maße von Pferdeknochen aus verschiedenen römerzeitlichen Fundorten in Süddeutschland veröffentlichte Boessneck (1958).

2.12. Dieser Autor studierte u. a. auch Pferdereste vom Lorenzberg bei Epfach im Allgäu (Schongau) aus der ersten Hälfte des 1. Jhs. n. Chr. und aus dem 4. Jh. n. Chr. Die Widerristhöhe variiert hier zwischen 130 und 145 cm; auch 150, 155 sowie 125 cm Höhe konnte ermittelt werden. Bei den kleineren Pferden wird es sich nach Auffassung von BOESSNECK (1964, S. 223) „um Nachfahren der kleinen, schlanken, in der vorrömischen Zeit allgemein gehaltenen Landrasse handeln, während wir bei den mittelgroßen Pferden wohl die mittels der ausgezeichneten tierzüchterischen Kenntnisse der ins Land gekommenen Römer größer gezüchteten Landpferde vor uns haben". Die erwähnten großen Pferde beruhen nach allgemeiner Annahme auf Einfuhren.

2.13. Aus der Stadt auf dem Magdalensberg bei Klagenfurt in Kärnten stammen nach EHRET (1964) die Pferdereste von mindestens 9 Individuen. Chronologisch sind sie einem Zeitraum von 15 v. bis 45 n. Chr. zuzuordnen. — Es kamen kleine und mittelgroße Pferde vor, deren Höhe im Widerrist von 125 bis 150 cm schwankt. Die kleineren Tiere sollen Nachfahren der kleinen Keltenpferde (Manching) sein. Bei den größeren könnte es sich sowohl um Züchtungen aus Landrassen als auch um Einfuhren handeln. Eine Diskussion hierüber hält EHRET für fruchtlose Spekulation.

2.14. R. MÜLLER (1967) berichtet von einigen Pferderesten aus spätrömischen Siedlungsschichten von Lauriacum, ca. 6 km östlich der oberösterreichischen Stadt Linz (100 n. bis Ende 4. Jh. n. Chr.): „Die wenigen Funde ergeben Wiederristhöhen zwischen 135 und 150 cm. Sie fallen damit in die Variationsbreite, die allgemein für Pferde römerzeitlicher Siedlungen Mitteleuropas festgestellt wurde."

Zusammenfassend ergeben sich aus dieser Literaturübersicht für die Pferde von Krefeld-Gellep folgende Fragen: Nach dem Alter und dem Geschlecht der Tiere sowie nach der Größe und dem Wuchs im Hinblick auf eine mögliche „Rassen"-trennung mit belegbarer Züchtung oder Importen bzw. einer einheitlichen Population einer zu bestimmenden Größenvariation.

Das Pferdematerial der aufgezählten Fundorte bietet sich als Vergleichsbasis an:

Vergleichsstationen

Nordwestliches Zentraleuropa

2.1.	römisches Kastell Asciburgium	REQUATE	1962
2.2.	Colonia Ulpia Traiana (römische Stadt bei Xanten)	WALDMANN	1966
2.3.	römische Fundorte am Niederrhein (Dormagen, Gellep, Froitzheim)	MENNERICH	1968
2.4.	römerzeitliche Siedlung aus Bonn	WENDT	1969
2.5.	Pferde zur Römerzeit aus Mainz	HEMMER u. JAEGER	1969
2.6.	Barsbek (Schleswig-Holstein)	NOBIS	1955
2.7.	römisches Kastell Valkenburg (Prov. Südholland)	CLASON	1967
2.8.	„Erbbrink" b. Seinstedt, Kr. Wolfenbüttel	BOESSNECK u. CILIGA	1966
2.9.	Gielde, Kreis Goslar	v. D. DRIESCH-KARPF	1969

Südliches Zentraleuropa

2.10.	Cambodonum (Kempten/Allgäu)	BOESSNECK	1957
2.11.	verschiedene Fundorte in Süddeutschland	BOESSNECK	1958
2.12.	Lorenzberg b. Epfach, Landkreis Schongau/Allgäu	BOESSNECK	1964
2.13.	Magdalensberg bei Klagenfurt/Kärnten	EHRET	1964
2.14.	Lauriacum (6 km östl. der oberösterreichischen Stadt Linz)	R. MÜLLER	1967

3. Inhalt der einzelnen Gruben (Material)

3.1. Pferdegrab Nr. 3392

Erstes Individuum: 2 Oberkieferzahnreihen (lose), 2 Unterkieferzahnreihen im Verband, 6 Incisivi des Oberkiefers (Ok), 6 Incisivi des Unterkiefers (Uk), 1 rechter und 1 linker

Caninus, 1 rechter Humerus distal, 1 rechter Radius mit Ulna (nicht verwachsen), 1 linker Radius, 1 rechter Metacarpus III, 1 rechter und ein linker Metatarsus III, 1 Atlas, 1 rechtes Acetabulum, 11 Carpalia und Tarsalia

Zweites Individuum: 1 rechter und 1 linker Metacarpus III proximal (prox)

3.2. Pferdegrab Nr. 3413

Zwei vollständige Ok- und Uk-Zahnreihen, 5 Incisivi

3.3. Pferdegrab Nr. 3423

1 rechter und 1 linker Femur, Os sacrum, verschiedene Lendenwirbel

3.4. Pferdegrab Nr. 3424

6 Ok- und 3 Uk-Zähne mit starken Abkauungsschäden, 2 Incisivi (Uk), 1 Radiusdiaphyse, 1 Metacarpus III rechts

3.5. Pferdegrab Nr. 3478

2 Ok- und 2 Uk-Zahnreihen, 1 Gebiß

3.6. Pferdegrab Nr. 3481

2 Uk-Zahnreihen, Ok- und Uk-Incisivi

3.7. Pferdegrab Nr. 3484

2 Ok- und 2 Uk-Zahnreihen im ursprünglichen Verband, 3 Incisivi

3.8. Pferdegrab Nr. 3486

Enthält Reste von zwei Individuen: 2 rechte Ok-Zahnreihen, P^2 - M^2 und P^2 - M^3, 1 linker Unterkieferrest mit P_3 und P_4, 1 Caninus

3.9. Pferdegrab Nr. 3488/1

Zwei unvollständige Ok- und Uk-Zahnreihen

3.10. Pferdegrab Nr. 3488/2

Zwei vollständige Ok- und Uk-Zahnreihen, Ok- und Uk-Incisivi

3.11. Pferdegrab Nr. 3489/1

Zwei Ok- und Uk-Zahnreihen, davon jeweils eine vollständig erhalten

3.12. Pferdegrab Nr. 3489/2

Zwei Ok-Zahnreihen, 1 Ok-Milchmolar, 4 Uk-Zähne, 2 Uk-Milchmolaren; P^3 in beginnender Abrasion (A), P^4 im Durchbruch

3.13. Pferdegrab Nr. 3492

Incisivi mit geringer Abrasion

3.14. Pferdegrab Nr. 3493

Zahnreste eines ca. 6- bis 8jährigen Tieres

3.15. Pferdegrab Nr. 3498

Prämolaren- und Molarensplitter eines recht jungen Tieres

3.16. Pferdegrab Nr. 3510

Fast vollständiges Skelett eines jungen ♂

3.17. Pferdegrab Nr. 3530

6 Ok- und 3 Uk-Incisivi, 2 Canini im Durchbruch

3.18. Pferdegrab Nr. 3541

1 rechter und ein linker Humerus, 1 rechte und 1 linke Scapula, 13 Wirbelreste vom Brust- und Lendenabschnitt, div. Rippen

3.19. Pferdegrab Nr. 3548

1 rechter und 1 linker Femur, Os sacrum, div. Lendenwirbel

3.20. Pferdegrab Nr. 3551

1 rechtes Maxillare mit P^2 – M^3, 1 linkes Maxillare mit P^2 – M^3, davon M^2 und M^3 lose. 1 rechter und 1 linker Uk-ast mit P_2 - M_3, Reste des Zungenbeins, 1 Basisphenoidrest, 5 Ok- und 5 Uk-Incisivi, 2 Canini, 1 Atlas mit dem Dens epistropheus im Foramen, 1 rechter Humerus distal, 1 Beckenrest

3.21. Pferdegrab Nr. 3557

Ein Unterkiefer mit Zahnreihen; links fehlen P_2 und P_3, 3 Incisivi, 1 Caninus. Von der rechten und linken Seite waren vorhanden: 2 Humeri, 2 Radii, 2 Metacarpalia III, 2 Phalanx I, 2 Femora, 2 Tibiae, 2 Calcanei, 2 Tali, 2 Metatarsalia III, 4 Tarsalia, 1 Phalanx II

3.22. Pferdegrab Nr. 3559

1 rechte Ok-Zahnreihe mit P^4 - M^3, 1 linke Ok-Zahnreihe mit P^2 - M^3, 1 linke Uk-Zahnreihe mit P_2 – M_3, 3 Incisivi (Uk), 1 Caninus, 1 rechte Scapula, 1 rechter Radius, 1 linker Femur distal, 1 rechter Femur (vollständig erhalten), 1 linker und 1 rechter Metatarsus III

3.23. Pferdegrab Nr. 3567

Zwei unvollständige Ok- und Uk-Zahnreihen

3.24. Pferdegrab Nr. 3568

1 linker Uk-ast mit P_3, P_4 und M_1; 1 linker Humerus, 1 Scapularest, 1 linker Femur, Hals- und Brustwirbelreste. Nur dieses Grab enthielt die Reste einer zweiten Haustierart: 1 rechtes Uk-Bruchstück eines älteren Rindes; Länge M_1 - M_3 = 91,0 mm; M_3 : Länge und Breite = $40{,}5 \times 16{,}5$ mm

3.25. Pferdegrab Nr. 3571
2 Ok- und 2 Uk-Zahnreihen, 3 Ok- und 3 Uk-Incisivi, 1 Caninus
3.26. Pferdegrab Nr. 3573
2 Ok- und 2 Uk-Zahnreihen, 4 Incisivi, 2 Caninireste, P^3 und M^3 im Durchbruch, P^4 noch nicht gewechselt, 2 Humeri (proximal noch nicht verknöchert), 2 Radii (distal noch nicht verknöchert), 2 Metacarpalia III, 1 Becken, 2 Femora (distale Epiphyse u. Caput + Trochanter noch nicht verköchert), 2 Tibiae (proximale Epiphyse noch nicht verknöchert), 2 Metatarsalia III, 2 Calcanei, 2 Tali, verschiedene Wirbel mit unverknöcherten Epiphysen
3.27. Pferdegrab Nr. 3575
1 unvollständiges Gebiß, 2 Ok- und 2 Uk-Zahnreihen, 1 rechter Humerus, 1 rechter Radius, 1 rechter Metatarsus III
3.28. Pferdegrab Nr. 3576
1 Gebiß mit je 6 Incisivi, 1 Caninus, 2 unvollständige Ok- und Uk-Zahnreihen, 1 linker Radius, 1 linke Tibia
3.29. Pferdegrab Nr. 3577 A
2 Ok- und 2 Uk-Zahnreihen, 4 Ok- und 5 Uk-Incisivi, 1 Caninus, 1 linker und 1 rechter Radius, 1 Metacarpus III links, 2 Metatarsalia III (rechts und links)
3.30. Pferdegrab Nr. 3577 B
2 unvollständige Ok- und Uk-Zahnreihen, 1 linker Humerus, 1 rechter Metacarpus III (gehört evtl. zu Nr. 3577 A)

Die Zusammenstellung lehrt, daß es sich um die Reste von mindestens 31 Pferden handelt (s. auch Tabelle 1).

Tabelle 1

Alter und Geschlecht der Pferde von Krefeld-Gellep

Lfd. Nr.	Grabnummer	ungefähres Alter (in Jahren)	Geschlecht
1	3392	4 1/2	♂
2	3413	im 4.	?
3	3423	10—11	♂
4	3424	älter als 20	?
5	3478	8	?
6	3481	8	?
7	3484	4	?
8a, b (2 Ex.)	3486	6 (8 a) und 4 (8 b)	♂ (8 a), ? (8 b)
9	3488/1	4	?
10	3488/2	12—13	?
11	3489/1	10	?
12	3489/2	3 1/2	?
13	3492	3	?
14	3493	6—8	?
15	3498	4	?
16	3510	4 1/2	♂
17	3530	4	♂
18	3541	adult	—
19	3548	adult	—
20	3551	12—13	♂
21	3557	4	♂
22	3559	6—8	♂
23	3567	6	?
24	3568	älter	?
25	3571	6—7	♂
26	3573	3	♂
27	3575	6	?
28	3576	10—11	♂
29	3577 A	8	♂
30	3577 B	10—11	?

Maßtabellen

	Grabnummer							
Femur	*3557*	*3559*	*3573*	*3568*	*3548*	*3510*		
1. größte Länge	—	435,0	—	—	—	325,0		
2. größte Breite proximal	—	124,0	—	—	(118,0)	103,0		
3. größte Breite distal	(94,0)	96,0	(90,0)	(92,0)	—	78,0		
4. kleinste Breite der Diaphyse	46,0	38,5	43,5	44,0	37,0	29,0		
5. größter Durchmesser d. Kugel	—	57,0	54,0	60,0	58,0	46,0		
6. l/r	r	r	r	l	l	l		
Tibia	*3557*	*3573*	*3576*	*3510*				
1. größte Länge	—	378,0	—	295,0				
2. laterale Länge (K)	—	349,0	—	266,0				
3. größte Breite proximal	—	98,0	—	81,0				
4. größte Breite distal	(72,0)	73,0	—	60,5				
5. kleinste Breite der Diaphyse	46,0	44,0	43,0	31,5				
6. l/r	r	l	l	l				
Metatarsus III	*3392*	*3557*	*3559*	*3559*	*3573*	*3575*	*3577a*	*3510*
1. größte Länge	277,0	288,0	284,0	283,0	283,0	(272,0)	—	227,5
2. Außenlänge (K)	267,0	282,0	275,0	276,0	—	—	—	218,5
3. größte Breite proximal	49,5	53,5	53,0	54,0	54,0	—	(50,0)	40,5
4. kleinste Diaphysenbreite	33,0	36,0	32,0	32,0	34,0	33,0	32,0	24,0
5. größte Breite distal	49,0	53,5	48,5	49,0	—	45,0	—	41,0
6. kleinster Durchmesser der Diaphyse	29,0	35,0	30,5	32,0	33,0	33,5	(33,0)	24,0
7. Umfang der Diaphyse	101,0	117,0	104,0	106,0	110,0	(112,0)	(103,0)	79,0
8. l/r	l	l	l	r	l	r	r	l
Phalanx I	*3557*		*3510*					
1. größte Länge	95,0	90,5	75,0	69,5				
2. größte Breite proximal	59,0	58,0	46,0	40,5				
3. Breite der distalen Gelenkfläche	(43,0)	45,0	35,0	34,0				
4. kleinste Breite der Diaphyse	37,0	37,0	28,5	27,0				
5. größte Tiefe proximal	38,0	40,5	32,0	33,0				
6. l/r; vorn (v) / hinten (h)	v/r	h/l	v/l	h/l				

Maßtabellen

	Grabnummer							
Scapula	*3510*	*3541*	*3541*	*3557*				
1. größte Halsbreite	49,5	64,5	63,0	70,0				
links (l) / rechts (r)	l	l	r	l				
Humerus	*3510*	*3392*	*3541*	*3541*	*3557*	*3568*	*3575*	*3573*
1. größte Länge	247,0	—	328,0	330,0	—	295,0	—	—
2. größte laterale Länge	236,0	—	317,0	320,0	—	284,0	—	—
3. größte Breite proximal	78,0	—	101,0	102,0	—	(90,0)	—	—
4. Breite der distalen Gelenkrolle	63,5	81,5	83,0	83,0	79,5	76,0	78,0	76,5
5. kleinste Breite der Diaphyse	26,0	38,0	37,0	37,0	38,0	39,5	38,0	38,5
6. l/r	l	r	l	r	r	l	r	r
Radius	*3392*	*3392*	*3577 A*	*3557*	*3576*	*3575*	*3573*	*3510*
1. größte Länge	350,0	352,0	348,0	360,0	—	—	—	292,0
2. laterale Länge	338,0	339,0	336,0	346,0	—	—	—	280,0
3. Breite der prox. Gelenkfläche	76,0	82,0	(75,0)	81,0	79,0	79,0	(75,0)	(63,0)
4. Breite der dist. Gelenkfläche	—	68,0	64,0	67,0	—	—	—	51,0
5. kleinste Breite der Diaphyse	43,0	43,0	40,0	42,0	—	43,0	(40,0)	(29,0)
6. l/r	l	r	l	r	l	r	r	l
Metacarpus III	*3392*	*3392*	*3557*	*3424*	*3573*	*3577 A*	*3577 B*[2]	*3510*
1. größte Länge	238,0	238,0	242,0	(203,0)	231,0[1]	235,0	233,0	190,0
2. Außenlänge (K)	231,0	230,5	236,0	—	222,0	(225,0)	—	182,0
3. größte Breite proximal	55,0	54,0	53,0	40,0)	(50,0)	54,0	225,0	41,5
4. kleinste Diaphysenbreite	35,0	36,0	38,0	28,0	34,0	(35,0)	35,0	27,0
5. größte Breite distal	(50,0)	53,0	53,5	(40,0)	50,0	(48,0)	51,0	41,0
6. kleinster Durchmesser der Diaphyse	28,0	27,5	30,0	20,5	27,0	26,0	27,0	22,0
7. Umfang der Diaphyse	113,0	115,0	111,0	85,0	101,0	(103,0)	101,0	84,0
8. l/r	r	l	r	r	r	l	r	l

[1] subadult. — [2] 3577 A und B gehören evtl. zu einem Individuum.

4. Methodik der Fundauswertung

Die Bestimmung des Alters und des Geschlechts, die Festlegung der Meßpunkte an den Einzelknochen und die Bestimmung der Widerristhöhe erfolgte nach Nobis (1962, S. 129), Boessneck und Ciliga (1966, S. 148), und Nobis (1971, S. 6—11).

5. Alter und Geschlecht der Pferde von Krefeld-Gellep

Die Altersverteilung der Tiere ist der Tabelle 2 zu entnehmen:

Tabelle 2

Die Altersverteilung der Pferde von Krefeld-Gellep

Alter	n	< 4	4—5	6—7	8—9	10—11	12—13	14—15	16—17	18—19	20—21	> 21
Krefeld-Gellep	27	3	9	5	3	4	2	–	–	–	–	1
Beckum (n. Nobis 1962)	17	1	8	3	1	1	–	1	2	–	–	–

Die Pferde von Krefeld-Gellep wurden in der Mehrzahl kaum älter als sieben Jahre, 4- bis 5jährige Tiere waren anscheinend die bevorzugten Kampfgefährten der Römer und/oder Bataver. Eine ähnliche Altersverteilung zeigen die Pferde aus dem Gräberfeld von Beckum (Westfalen) aus dem 6.–7. Jh. (s. Nobis 1962). Aus der Colonia Ulpia Traiana (Waldmann 1966) konnte das Alter von drei Tieren ermittelt werden; sie wurden 8 (1 Ex.) bzw. ungefähr 20 (2 Ex.) Jahre alt. Das Pferdeskelett vom ‚Erbbrink' stammt von einem 9- bis 10jährigen männlichen Tier, wahrscheinlich einem Wallach (Boessneck und Ciliga 1966). In Gielde handelt es sich um einen 10- bis 12jährigen Hengst (v. d. Driesch-Karpf 1969). Die Mehrzahl der 16 Pferde (Mindestindividuenzahl = MIZ) aus Lauriacum ist nach R. Müller (1967) zwischen 7 und 17 Jahre alt (nach Abrasionsgrad der Zähne), mindestens zwei Tiere wurden kaum $2^1/_2$ Jahre; eine Altersverteilung fehlt. Auch in Großörner-Molmeck (Kr. Hettstedt) enthielten die Pferdegräber Hengste von $3^1/_4$, $4^3/_4$ und 5 Jahren (H.-H. Müller 1955).

Soweit es der Erhaltungszustand der Ober- und Unterkiefer zuließ, konnte auch das Geschlecht der Tiere ermittelt werden: In Krefeld-Gellep waren über die Hälfte der Pferde männlichen Geschlechts, höchstwahrscheinlich Hengste. Auch die Beckumer Pferde waren in überwiegender Zahl ♂♂.

6. Größe und Wuchs

Der Erörterung über Größe und Wuchs sei zunächst eine vergleichende Zusammenstellung von Maßen der Extremitätenknochen der Pferde von Krefeld-Gellep mit jenen aus den zitierten Vergleichsstationen vorangestellt (s. Tabelle 3).

Die Zusammenstellung zeigt, daß die ermittelten Größen einzelner Extremitätenknochen der Pferde von Krefeld-Gellep in vielen Fällen das Maximum der Variationsbreite jener aus den Vergleichsorten nicht erreichen; Ausnahmen: Ein Radius mit 360,0 mm größter Länge, ein Femur mit einer größten Länge von 435,0 mm und eine Tibia, die 378,0 mm lang ist.

Tabelle 3

Maße von Langknochen der Pferde von Krefeld-Gellep und aus den Vergleichsstationen

(s. S. 227) Angaben in mm

Scapula	G[1]	G	G	G	1		2		3		7	
1. größte Halsbreite	49,5	63,0	64,5	70,0	min 46,0	max 58,0	min (63,0)	max 67,0	min 61,0	max 70,0	min 71,0	max 77,5
	8		9	11		12		13	14			
	min 60,0	max 63,5	— 60,5	min 54,0	max 66,0	min 53,0	max 61,0	— 56,5	min 60,0	max 62,0		
Humerus	G	G	G	G	1		7		8	11	14	
1. größte Länge	247,0	295,0	328,0	330,0	min 269,0	max 270,0	min 290,0	max 389,0	— 281,5	— 279,0	min (275,0)	max (279,0)
Radius	G	G	G	G	G	1		2		5		
1. größte Länge	292,0	348,0	350,0	352,0	360,0	min 336,0	max 342,0	min (320,0)	max 347,0	min 314,0	max 332,0	
	7		8		9	11		12		13		14
	min 331,0	max 346,5	min 315,0	max 337,0	— 313,0	min 323,0	max 353,0	min 297,0	max (346,0)	min (300,0)	max 355,0	— 345,0
Metacarpus III	G	G	G	G	G	G	G	1		2		
1. größte Länge	190,0	(203,0)	231,0	233,0	235,0	238,0	242,0	min 225,0	max 238,0	min 201,0	max (248,5)	
	3		5		6		7		8		10/11	
	min 211,5	max 235,0	min 238,0	max 239,0	min 201,0	max 230,0	min 227,5	max 250,0	min 222,0	max 234,0	min 220,0	max 250,0
	12		13		14							
	min 195,0	max 243,0	min 221,0	max 234,0	min 227,0	max 228,0						

Tabelle 3 (Fortsetzung)

Femur	G	G	1		2		7		8	11	12
			min	max	min	max	min	max	—	—	—
1. größte Länge	325,0	435,0	360,0	379,0	353,0	365,0	345,5	369,5	375,0	409,0	371,0
Tibia	G	G	2		5	7		8	12		
			min	max	—	min	max	—	min	max	
1. größte Länge	295,0	378,0	346,0	367,0	344,0	335,5	(364,5)	337,5	345,0	355,0	
Metatarsus III	G	G	G	G	G	1		2		5[3]	
						min	max	min	max	min	max
1. größte Länge	227,5	272,0[2]	277,0	283,0	288,0	263,0	264,0	266,0	278,5	273,0	283,0
	6		7		8	10		11		12	
	min	max	min	max	—	min	max	min	max	min	max
	(244,0)	246,5	250,0	284,5	257,0	266,0	285,0	259,0	285,0	251,0	294,0
	13		14								
	min	max	min	max							
	240,0	262,0	260,0	288,0							

[1] Gellep. — [2] rekonstruiert. — [3] Mz r19 ist juvenil; Mz r24/1 subadult.

Das Minimum wird dagegen bei allen Langknochen unterschritten. Diese Reste stammen von dem Gesamtskelett der lfd. Nr. 16 (Grabnummer 3510); es handelt sich um einen Hengst, der ca. 4½ Jahre alt wurde und dessen Epiphysen der Vorder- und Hinterextremität verknöchert waren.

Nunmehr erhebt sich die Frage nach der Größe (Widerristhöhen) der Gelleper Pferde. In Tabelle 4a—c habe ich die Einzel- und Durchschnittswerte der nach Kiesewalter (1888) und Vitt (1952) berechneten Werte zusammengestellt (s. Tabelle 4 a, b und 4 c).

Es ergibt sich, daß zwei Pferde aus den Gräbern 3510 und 3424 klein sind (WRH: 117 und 126,5 cm), die Tiere aus den übrigen Gräbern variieren zwischen 138 und 154 cm WRH; der Mittelwert der größeren Gruppe beträgt 146,0 cm (n = 9).

Im Vergleich zu heutigen Rassen läßt sich also sagen, daß die kleineren Pferde der damaligen Zeit noch kleiner als heutige Islandponys waren, deren Höhe im Widerrist im Durchschnitt (i. D.) 130 cm beträgt. Die größeren Tiere waren i. D. nur wenig größer als heutige Fjordpferde; der Mittelwert (M) der ♂♂ beträgt 144,0 bis 145,3 cm; s. hierzu auch Nobis (1962).

Damit erhebt sich die Frage, ob die römerzeit-

Tabelle 4 a

Berechnung der Widerristhöhe

(nach Kiesewalter [K] und Vitt [V]; VE)

	Grabnummern					
Humerus	*3541*	*3568*	*3510*			
größte laterale Länge	320,0	284,0	236,0			
x 4,87 = WRH	156,0	138,3	115,2			
größte Länge	330,0	295,0	247,0			
WRH	152,0	138,0	118,5			
Radius	*3392*	*3577A*	*3557*	*3510*		
laterale Länge	339,0	336,0	346,0	280,0		
x 4,34 = WRH	147,0	145,8	150,0	121,5		
größte Länge	352,0	348,0	360,0	292,0		
WRH	145,0	143,0	148,0	121,0		
Metacarpus III	*3392*	*3557*	*3424*	*3573*[1]	*3577A/B*	*3510*
Außenlänge	231,0	236,0	—	222,0	225,0	182,0
x 6,41 = WRH	148,5	151,0	—	142,0	144,0	116,5
größte Länge	238,0	242,0	203,0	231,0	233,0	190,0
WRH	146,0	148,0	126,5	141,5	142,5	120,0

[1] subadult.

Tabelle 4 b

Berechnung der Widerristhöhe

(nach Kiesewalter [K] und Vitt [V]; HE)

	Grabnummern					
Femur	*3559*	*3510*				
größte Länge	435,0	325,0				
x 3,51 = WRH	153,0	114,0				
größte Länge (V) = WRH	154,0	110,0				
Tibia	*3573*	*3510*				
laterale Länge	349,0	266,0				
x 4,36 = WRH	152,0	116,0				
größte Länge	378,0	295,0				
WRH	149,0	116,0				
Metatarsus III	*3392*	*3557*	*3559*	*3573*	*3575*	*3510*
laterale Außenlänge	267,0	282,0	275,5	—	—	218,5
x 5,33 = WRH	142,5	150,0	147,0	—	—	116,5
größte Länge	277,0	288,0	283,5	283,0	272,0[1]	227,5
WRH	145,5	151,0	149,0	149,0	142,0	118,5

[1] Näherungswert.

Tabelle 4 c

Einzel- und Durchschnittswerte der berechneten Wideristhöhen

(nach Kiesewalter [K] und Vitt [V])

Teil	Grabnummern										
	3392	*3424*	*3510*	*3541*	*3557*	*3559*	*3568*	*3573*[1]	*3575*	*3577 A*	*3577 A oder B*
H	—	—	115,2	156,0	—	—	138,3	—	—	—	—
Rd	147,0	—	121,5	—	150,0	—	—	—	—	145,8	—
Mc	148,5	—	116,5	—	151,0	—	—	142,0	—	—	144,0
F	—	—	114,0	—	—	153,0	—	—	—	—	—
Tb	—	—	116,0	—	—	—	—	152,0	—	—	—
Mt	142,5	—	116,5	—	150,0	147,0	—	—	—	—	—
WRH n. K i. D.	146,0	—	116,6	156,0	150,0	150,0	138,3	147,0	—	145,0	144,0
H	—	—	118,5	152,0	—	—	138,0	—	—	—	—
Rd	145,0	—	121,0	—	148,0	—	—	—	—	143,0	—
Mc	146,0	126,5	120,0	—	148,0	—	—	141,5	—	—	142,5
F	—	—	110,0	—	—	154,0	—	—	—	—	—
Tb	—	—	116,0	—	—	—	—	149,0	—	—	—
Mt	145,5	—	118,5	—	151,0	149,0	—	149,0	142,0[2]	—	—
WRH n. V i. D.	145,5	126,5	117,3	152,0	149,0	151,5	138,0	146,5	142,0	143,0	142,5
WRH K + V i. D.	145,7	126,5	116,9	154,0	149,5	150,7	138,1	146,7	142,0	144,4	143,4

[1] subadult. — [2] Näherungswert.

H = Humerus, Rd = Radius, Mc = Metacarpus III, F = Femur, Tb = Tibia, Mt = Metatarsus III.

Tabelle 5

Die prozentualen Anteile der Langknochen an der Vorder- und Hinterextremität und die Metapodialindices[1]

(größte Länge in mm)

Teil	Grabnummern (Krefeld-Gellep) 3557	3573	3510	3392	subfossile Islandpferde (n. NOBIS 1962)	‚Erbbrink' n. BOESSNECK u. CILIGA (1966)
H	—	—	247,0	—	n = 6	282,0
Rd	360,0	—	292,0	350,0	—	323,5
Mc	242,0	231,0	190,0	238,0	M	222,0
Σ H+Rd+Mc	—	—	729,0	—	827,3	827,5
% H	—	—	33,8	—	34,0	34,5
% Rd	—	—	40,2	—	39,5	39,0
% Mc	—	—	26,3	—	26,5	26,9
F	—	—	325,0	—	n = 13	375,0
Tb	—	378,0	295,0	—	—	337,0
Mt	288,0	283,0	227,5	277,0	M	257,0
Σ F+Tb+Mt	—	—	847,5	—	972,3	969,0
% F	—	—	38,3	—	38,0	38,7
% Tb	—	—	34,9	—	35,0	34,8
% Mt	—	—	26,9	—	27,0	26,5
MpI	83,9	81,5	83,7	85,8	83,5	86,5

[1] Metapodialindex (MpI) $= \frac{Mc \times 100}{Mt}$

lichen Pferde unseres Fundplatzes zwei unterschiedlichen „Schlägen" angehören, wobei der größere vielleicht als Import anzusehen wäre oder ob es sich um eine Population handelt. Die größeren Tiere hätten dann wohl ihre Entstehung einer bewußten Zuchtauslese zu verdanken.

Doch bevor wir diesem Gedanken nachspüren, sei zunächst eine Untersuchung der Proportionierung von Einzelknochen innerhalb der Vorder(VE)- und Hinter(HE)-Extremität vorangestellt. Hierfür steht uns leider nur das Skelett des „sehr kleinen Pferdes" (s. Terminologie bei H.-H. MÜLLER 1955 a) aus dem Grab Nr. 3510 zur Verfügung (s. Tabelle 5).

Die prozentualen Anteile der Einzelknochen entsprechen fast dem aus sechs (VE) bzw. 13 (VE) frühgeschichtlichen Islandpferden gewonnenen Mittelwerten. Auch das Pferd vom „Erbbrink" mit einer durchschnittlichen Widerristhöhe von 1,35 m hat weitgehend gleiche Extremitätenproportionen: Die römerzeitlichen Pferde von Gellep und vom „Erbbrink" besitzen also keine besonders langen Metapodien, wie dies HEMMER und JAEGER (1969) von den Pferden aus der Römerzeit in Mainz berichten. Nach diesen Autoren handelt es sich bei diesen Tieren um „typische Laufpferde".

Schon die Errechnung der Widerristhöhen unserer Tiere ergab im Gegensatz zu HEMMER und JAEGER nach Langknochen zwar unterschiedliche, insgesamt aber um einen Mittelwert sich gruppierende Maße. — Es stellt sich also die Frage, ob die aus nur wenigen Extremitätenknochen errechneten sehr variablen Widerristhöhen der Mainzer Pferde solche weitgehenden Schlüsse zulassen, zumal die Einzelknochen höchstwahrscheinlich verschiedenen Skeletten angehörten, deren Proportionierung unbekannt ist.

Tabelle 6

Breiten- und Stärkeindices von Extremitätenknochen im Vergleich zu anderen frühgeschichtlichen und rezenten Hauspferden

(Vorderextremität = VE)

	Humerus I: kl. Br. Diaph. / gr. Länge			Radius I: kl. Br. Diaph. / gr. Länge			Metacarpus I: kl. Br. Diaph. / gr. Länge			Metacarpus I: U. Diaph. / gr. Länge		
	n	min	max	n	min	max	n	min	max	n	min	max
römerzeitlich												
Krefeld-Gellep												
(größerer Schlag?)	2	11,3	13,4	3	11,5	12,3	4	14,7	15,7	4	(43,7)	47,5
(kleinerer Schlag?)	1	10,5	—	1	9,9	—	2	13,8	14,2	2	42,0	44,2
Asciburgium	2	11,1	11,5	2	10,4	10,4	3	13,7	14,3	—	—	—
Colonia Ulpia Traiana	—	—	—	4	10,9	(11,9)	12	13,6	(16,7)	—	—	—
Niederrhein (Mennerich)	—	—	—	—	—	—	5	14,3	17,5	—	—	—
Mainz	—	—	—	2	10,5	11,1	3	(14,1)	15,1	—	—	—
Valkenburg	3	12,6	13,3	4	10,7	12,4	3	13,9	14,6	—	—	—
Erbbrink	1	11,0	—	3	11,4	12,5	2	14,6	15,2	2	42,3	43,6
Gielde	1	11,6	—	1	10,8	—	—	—	—	—	—	—
Cambodonum	—	—	—	—	—	—	3	14,1	14,8	—	—	—
Süddeutschland (Boessneck)	1	12,5	—	2	11,3	12,1	6	14,1	15,5	—	—	—
Lorenzberg	—	—	—	1	11,5	—	3	13,8	14,4	—	—	—
Magdalensberg	—	—	—	1	11,4	—	3	12,9	14,9	—	—	—
Lauriacum	—	—	—	—	—	—	2	14,2	14,7	—	—	—
frühgeschichtlich											M	
Island	15	11,6	14,0		10,8	12,5		13,1	15,4		44,3	
Oseberg	12	11,0	12,6		10,0	12,2		13,9	16,1		43,6	
Beckum	21	11,2	13,4		10,9	12,5		14,1	16,5		46,6	
rezent												
Fjordpferde ♂♂ + ♀♀	10	11,7	14,3		11,3	13,1		14,8	16,4		46,5	
Islandpferde ♂♂ + ♀♀	3	11,9	13,1		11,1	11,7		13,7	14,9		44,0	

kl. = kleinste, gr. = größte, Br. = Breite, Diaph. = Diaphyse, U = Umfang
n = Anzahl, min = Minimum, max = Maximum, I = Index, M = Mittelwert

Tabelle 7

Breiten- und Stärkeindices von Extremitätenknochen im Vergleich zu anderen frühgeschichtlichen und rezenten Hauspferden

(Hinterextremität = HE)

	Femur I: kl. Br. Diaph. / gr. Länge			Tibia I: kl. Br. Diaph. / gr. Länge			Metatarsus I: kl. Br. Diaph. / gr. Länge			Metatarsus I: U. Diaph. / gr. Länge		
	n	min	max	n	min	max	n	min	max	n	min	max
römerzeitlich												
Krefeld-Gelepp												
(größerer Schlag?)	1	8,9	—	1	11,6	—	4	11,3	12,5	4	36,5	40,6
(kleinerer Schlag?)	1	8,9	—	1	10,7	—	1	10,5	—	1	34,8	
Asciburgium	2	9,3	9,3	—	—	—	2	11,0	12,5	—	—	—
Colonia Ulpia Traisana	1	10,2	—	6	10,6	11,7	8	10,7	12,2	—	—	—
Mainz	—	—	—	1	10,9	—	4	(10,5)	13,0	—	—	—
Valkenburg	2	11,9	12,1	2	12,0	12,8	10	10,5	11,9	—	—	—
Erbbrink	1	9,6	—	1	11,1	—	1	11,2	—	1	36,2	—
Cambodonum	—	—	—	—	—	—	2	10,5	11,2	—	—	—
Süddeutschland (Boessneck)	1	10,3	—	—	—	—	5	10,5	(13,2)	—	—	—
Lorenzberg	1	9,0	—	1	10,1	—	7	10,5	12,3	—	—	—
Magdalensberg	—	—	—	—	—	—	3	10,7	13,5	—	—	—
Lauriacum	—	—	—	—	—	—	2	11,1	11,5	—	—	—
frühgeschichtlich											M	
Island	14	10,1	11,7		10,3	12,3		10,9	12,3		38,4	
Oseberg	12	9,8	10,7		10,4	12,0		10,7	12,4		38,1	
Beckum	20	9,1	10,8		11,0	11,9		11,1	12,8		38,3	
rezent												
Fjordpferde ♂♂ + ♀♀	10	10,0	12,8		12,1	13,5		10,8	13,4		40,2	
Islandpferde ♂♂ + ♀♀	3	10,4	11,5		11,7	12,6		11,4	11,6		37,0	

Von welcher Wuchsform waren nun die Pferde von Krefeld-Gellep? In den Tabellen 6 und 7 werden die Breiten- und Stärkeindices der Extremitätenknochen mit jenen aus anderen frühgeschichtlichen Fundorten und mit Rezenttieren verglichen (s. Tabellen 6 und 7).

Im Hinblick auf die unterschiedlichen Widerristhöhen im Gelleper Pferdematerial läßt sich möglicherweise eine Zweiteilung in größere und kleinere Tiere (verschiedene „Schläge"?) vermuten.

Die errechneten Indices zeigen, daß die kleineren Pferde von Gellep schmalwüchsiger als die größeren waren. Dies trifft auch für die kleineren Islandpferde gegenüber den größeren Fjordpferden zu: Nach Größe und Wuchs hätten wir es – unter Berücksichtigung heutiger Bewertungsmaßstäbe – bei den Pferden von Krefeld-Gellep mit zwei verschiedenen Schlägen zu tun. Die Vergleichszahlen anderer römerzeitlicher Pferde lehren jedoch, daß es am Niederrhein auch kleinere und breitwüchsigere Tiere gab (Mennerich 1968): Die hohe Variation einzelner Körperlängenmerkmale und der Wuchsordnung zeigt also, daß diese Merkmale kaum als Rassekriterien verwendet werden können (Nobis 1962).

Veränderte Auslesebedingungen konnten aus solchen heterogenen Hauspferdbeständen frühhistorischer Zeit sicherlich Populationen schaffen, die sich deutlich in Größe und Wuchs unterschieden. Dies nehmen u. a. Boessneck (1964) für die Tiere vom Lorenzberg und Mennerich (1968) für die Pferde aus dem Niederrheingebiet an. Hier sollte eine günstige Umwelt, wie sie die marschähnlichen Biotope der Niederrheinischen Tiefebene darstellten, besonders breitwüchsige Tiere entstehen lassen. – Unsere Befunde können zunächst nur eine sehr große Variation in der Wuchsform bestätigen, denn zur Römerzeit wurden am Niederrhein auch recht schmalwüchsige Tiere gehalten.

7. Zahnbesonderheiten

Nach der Betrachtung der Widerristhöhe und der Wuchsformen der römerzeitlichen Pferde von Krefeld-Gellep konnte die Frage, ob damals unterschiedliche „Schläge" gehalten wurden, auf Grund der recht hohen Variabilität der untersuchten Merkmale nicht entschieden werden.

Was sagen hierzu die Zahnbesonderheiten, wie Zahnreihenlänge, Kauflächengröße und Einzelheiten des Schmelzmusters?

Die Zahnreihenlänge konnte an ca. zwanzig Gellep-Pferden gemessen werden (s. Tabelle 8).

Sie variiert bei den größeren Tieren von 160,0 bis 178,0 mm im Oberkiefer, bei den kleineren von 142,5 bis 152,0 mm. – Der Vergleich mit anderen frühgeschichtlichen und rezenten Pferden lehrt, daß die größeren Tiere in Gellep gleich lange Zahnreihen wie heutige Fjordpferde haben.

Die kleineren Tiere besaßen entsprechend kleinere Zahnreihen; ähnliches ist auch den Kauflächengrößen der Oberkieferzähne zu entnehmen (s. Tabelle 9 u. Diagramm 1).

Die Zahnreihenlängen und Kauflächengrößen der Unterkieferzähne der größeren Tiere stimmen bei ähnlichen Variationsbreiten gleichfalls mit den rezenten Fjordpferden überein. Die kleineren Tiere hatten, entsprechend ihrer geringeren Körpergröße, auch kleinere Zähne (s. Tabelle 10).

Mit Herre (1951, 1961) u. a. ist bekannt, daß das Ausmaß der Zahngrößenänderungen, wie sie bei Verzwergungsprozessen oder Zuchtveränderungen auftreten können, von Veränderungen der Körpergröße unabhängig sind. Auf dieser Grundlage konnte Nobis (1971) zeigen, daß das Verhältnis von Körper- und Zahngröße auch in der Stammesgeschichte pleistozäner Equiden ein wichtiges Beurteilungskriterium ist.

Tabelle 8

Zahnreihenlängen und Kauflächengrößen von Ober- und Unterkieferzähnen bei den Pferden von Krefeld-Gellep

(in mm bzw. cm^2)

Lfd. Nr.	Grab-Nr.	A	L. d. Zahnr. im Ok Alveolen	L. d. Zahnr. im Ok Kaufläche	Kaufl. Ok $P^3 - M^2$	L. d. Zahnr. im Uk Alveolen	L. d. Zahnr. im Uk Kaufläche	Kaufl. Uk $P_3 - M_2$
1	3392	I	—	166,0	39,2	170,0	162,0	24,4
2	3413	(I)	—	(189,0)	i. D.	—	(195,0)	—
3	3423	II	177,0	169,0	40,1	175,0	167,0	27,2
4	3424	III	M^2 und M^3 bzw. M_2 und M_3 fehlen					
5	3478	II	—	178,0	46,1	(185,0)	176,0	30,6
6	3481	II	—	—	—	—	(160,0)	M_3 fehlt
7	3484	(I)	—	172,0	42,7	—	176,0	(25,0) – M o.Z.
8a	3486a	I	—	(167,0)	M^3 fehlt	—	—	—
8b	3486b	I	—	(168,0)	40,8	—	—	—
9	3488/1	I	P^2 fehlt			P^2 fehlt		
10	3488/2	II	—	162,0	(37,8)[1]	160,0	156,0	23,5
11	3489/1	II	—	152,0	32,0	154,0	146,0	21,4
12	3489/2	(I)	P^3 in beginnender Abrasion, P^4 im Durchbruch (i. D.)					
13	3492	(I)	—	—	—	—	—	—
14	3493	II	—	—	—	—	—	—
15	3498	I	—	—	—	—	—	—
16	3510	I	146,0	142,5	29,3	148,0	141,0	21,4
17	3530	I	—	—	—	—	—	—
18	3541	I?	—	—	—	—	—	—
19	3548	I?	—	—	—	—	—	—
20	3551	II	167,0	164,0	37,8	170,0	163,0	25,0
21	3557	I	—	—	—	175,0	167,0	27,2
22	3559	II	—	171,0	40,3	174,0	166,0	27,4
23	3567	I	—	(170,0)	P^2 fehlt	—	172,0	28,6
24	3568	II	—	—	—	nur P_3, P_4 und M_1 vorhanden		
25	3571	II	—	172,0	43,9	—	169,0	28,2
26	3573	(I)	P^3 und M^3 i. D		—	(182,0)	—	—
27	3575	I	—	178,0	44,7	—	179,0	29,4
28	3576	II	—	160,0	37,6	171,0	155,0	26,7
29	3577A	II	—	168,0	41,2	P_2 fehlt	—	—
30	3577B	II	M^3 fehlt		—	—	—	—

[1] P^2 beschädigt
L = Länge, Zahr. = Zahnreihe, Kaufl. = Kaufläche, M. o. Z. = Molaren ohne Zement
A = Abrasionsgrad, I = nach dem Zahnwechsel — 6 Jahre alt, II = 7—16 J., III = 17 J. u. älter

Tabelle 9

Die Variationsbreite der Zahnreihenlängen, Kauflächengrößen und Widerristhöhen bei den römerzeitlichen Pferden von Krefeld-Gellep im Vergleich zu anderen frühgeschichtlichen und rezenten Hauspferden (Oberkiefer)

	Oberkiefer						
	Zahnreihenlänge (in mm)			Kauflächengröße (in cm²)		Widerristhöhe (in cm)	
	n	min	max	min	max	min	max
römerzeitlich							
Krefeld-Gellep (größerer Schlag?)	(28)	160,0	178,0	37,6	46,1	138,0	154,0
(kleinerer Schlag?)	(3)	142,5	152,0	29,3	32,0	117,0	126,5
frühgeschichtlich							
Island	5	151,0	167,0	34,23	44,28	124,0	143,1
Oseberg	13	161,0	177,0	35,34	44,13	136,0	145,0
Beckum	16	—	—	33,42	44,28	131,0	145,0
rezent							
Fjordpferde ♂♂ + ♀♀	14	160,0	180,0	36,98	42,86	137,5	149,5
Islandpferde ♂♂ + ♀♀ (ältere Zucht)	7	148,5	167,0	32,63	40,06	127,0	137,0

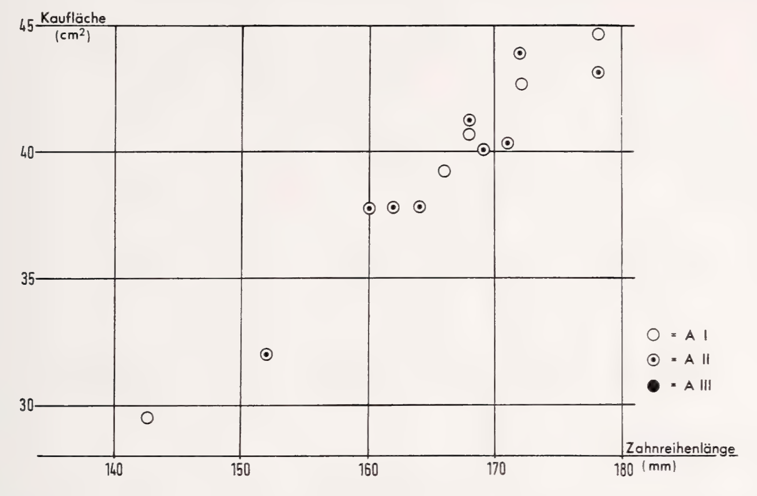
Tabelle 10

Die Variationsbreite der Zahnreihenlänge, Kauflächengrößen und Widerristhöhen bei den römerzeitlichen Pferden von Krefeld-Gellep im Vergleich zu anderen frühgeschichtlichen und rezenten Hauspferden (Unterkiefer)

	Unterkiefer						
	Zahnreihenlänge (in mm)			Kauflächengröße (in cm²)		Widerristhöhe (in cm)	
	n	min	max	min	max	min	max
römerzeitlich							
Krefeld-Gellep (größerer Schlag?)	(28)	155,0	179,0	23,5	30,6	138,0	154,0
(kleinerer Schlag?)	(3)	141,0	146,0	21,4	21,4	117,0	126,5
frühgeschichtlich							
Island	13	165,0	182,0	22,07	30,63	124,0	143,1
Oseberg	13	166,0	182,0	23,32	26,74	136,0	145,0
Beckum	11	162,0	176,0	21,70	28,52	131,0	145,0
rezent							
Fjordpferde ♂♂ + ♀♀	12	166,5	180,0	25,41	30,32	137,5	149,5
Islandpferde ♂♂ + ♀♀ (ältere Zucht)	14	154,0	170,5	20,70	23,63	127,0	137,0

Diagramm 1

Das Verhältnis von Zahnreihenlänge (Kauflächenmaß) und Kaufläche im Oberkiefer bei den römerzeitlichen Pferden von Krefeld-Gellep



Zahngrößen können also bei Zunahme der Körpergröße zunächst noch konstant bleiben. Erst mit zunehmender Konsolidierung des ‚Artbildes' kommt es zu einer Harmonisierung zwischen Körper- und Zahngröße: Bei den Gellep-Pferden haben die größeren Tiere längere Zahnreihen und größere Kauflächen als die kleineren; dies trifft sowohl für die Ober- als auch für die Unterkieferzähne zu (s. Diagramm 1 und 2). Dieser Befund spricht also für ein ausgewogenes Körper-/Zahngrößenverhältnis, wie es Neuzüchtungen oder -kreuzungen meistens vermissen lassen.

Unbeantwortet bleibt, ob es sich bei den größeren Pferden von Gellep um eine ältere Züchtung oder um Importgut handelt. – Obgleich Ehret (1964) weitere Erörterungen darüber als fruchtlose Spekulation bezeichnet, soll hier an Hand des Schmelzmusters eine Klärung versucht werden. Denn Musil (1962, 1969) unterstreicht in seinen Arbeiten den schnellen und durchgreifenden Wandel des Zahnbildes als Reaktion auf veränderte Umweltverhältnisse.

Diagramm 2

Das Verhältnis von Zahnreihenlänge (Kauflächenmaß) und Kaufläche im Unterkiefer bei den römerzeitlichen Pferden von Krefeld-Gellep

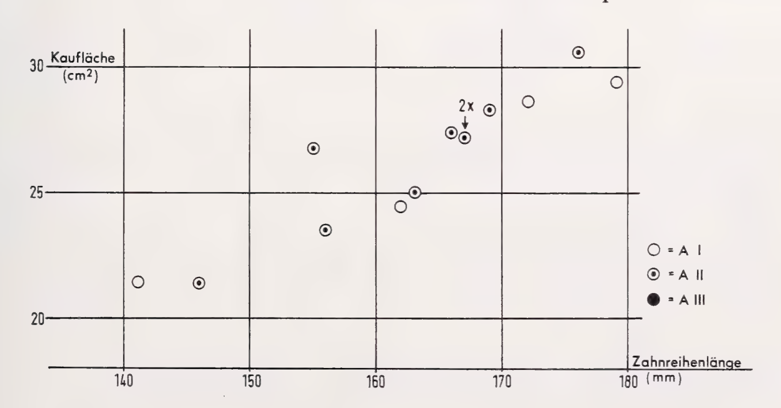


Tabelle 11

Protoconlängen (a) und -indices (b) der Oberkieferzähne unterschiedlicher Abrasionsstadien von römerzeitlichen Hauspferden aus Krefeld-Gellep

Lfd. Nr.		Abrasionsstufe I				Abrasionsstufe II				Abrasionsstufe III		
		P^3	P^4	M^1	M^2	P^3	P^4	M^1	M^2	P^3	P^4	M^1
(größerer Schlag?)												
1	a	11,0	12,0	12,0	12,0	—	—	—	—	—	—	—
	b	37,9	44,4	45,7	45,1	—	—	—	—	—	—	—
3	a	—	—	—	—	9,5	9,5	11,0	12,0	—	—	—
	b	—	—	—	—	30,6	35,0	44,8	46,1	—	—	—
5	a	—	—	—	—	12,5	13,0	11,5	12,2	—	—	—
	b	—	—	—	—	39,4	43,7	45,1	46,0	—	—	—
8a	a	10,5	11,2	10,8	12,5	—	—	—	—	—	—	—
	b	37,5	42,5	43,2	50,0	—	—	—	—	—	—	—
8b	a	13,0	13,0	12,0	13,6	—	—	—	—	—	—	—
	b	42,3	46,3	46,1	51,2	—	—	—	—	—	—	—
9	a	11,0	11,0	10,7	12,0	—	—	—	—	—	—	—
	b	38,6	38,5	44,0	46,0	—	—	—	—	—	—	—
10	a	—	—	—	—	11,0	11,2	10,3	13,0	—	—	—
	b	—	—	—	—	(40,7)	43,8	43,8	54,6	—	—	—
20	a	—	—	—	—	11,0	11,2	12,2	12,8	—	—	—
	b	—	—	—	—	40,7	47,0	51,8	53,8	—	—	—
22	a	—	—	—	—	11,0	10,6	11,2	11,5	—	—	—
	b	—	—	—	—	37,2	37,8	44,8	46,3	—	—	—
23	a	12,0	13,3	—	12,7	—	—	—	—	—	—	—
	b	42,0	(46,7)	—	49,7	—	—	—	—	—	—	—
25	a	—	—	—	—	12,8	11,8	12,7	14,5	—	—	—
	b	—	—	—	—	44,0	42,8	52,0	57,6	—	—	—
27	a	12,2	13,0	12,0	14,0	—	—	—	—	—	—	—
	b	39,1	44,5	45,0	50,5	—	—	—	—	—	—	—
28	a	—	—	—	—	11,5	13,0	13,0	14,2	—	—	—
	b	—	—	—	—	41,8	50,0	54,2	60,2	—	—	—
29	a	—	—	—	—	11,0	11,5	12,0	13,0	—	—	—
	b	—	—	—	—	37,7	41,8	46,0	50,0	—	—	—
	a	—	—	—	—	—	11,0	11,0	11,5	—	—	—
	b	—	—	—	—	—	36,6	36,6	46,6	—	—	—
(kleinerer Schlag?)												
4	a	—	—	—	—	—	—	—	—	12,5	12,0	10,8
	b	—	—	—	—	—	—	—	—	47,3	50,0	48,3
11	a	—	—	—	—	11,2	12,1	10,3	12,7	—	—	—
	b	—	—	—	—	45,0	50,3	46,3	57,7	—	—	—
16	a	9,5	9,6	10,0	11,3	—	—	—	—	—	—	—
	b	38,6	40,0	45,3	53,2	—	—	—	—	—	—	—

Tabelle 12

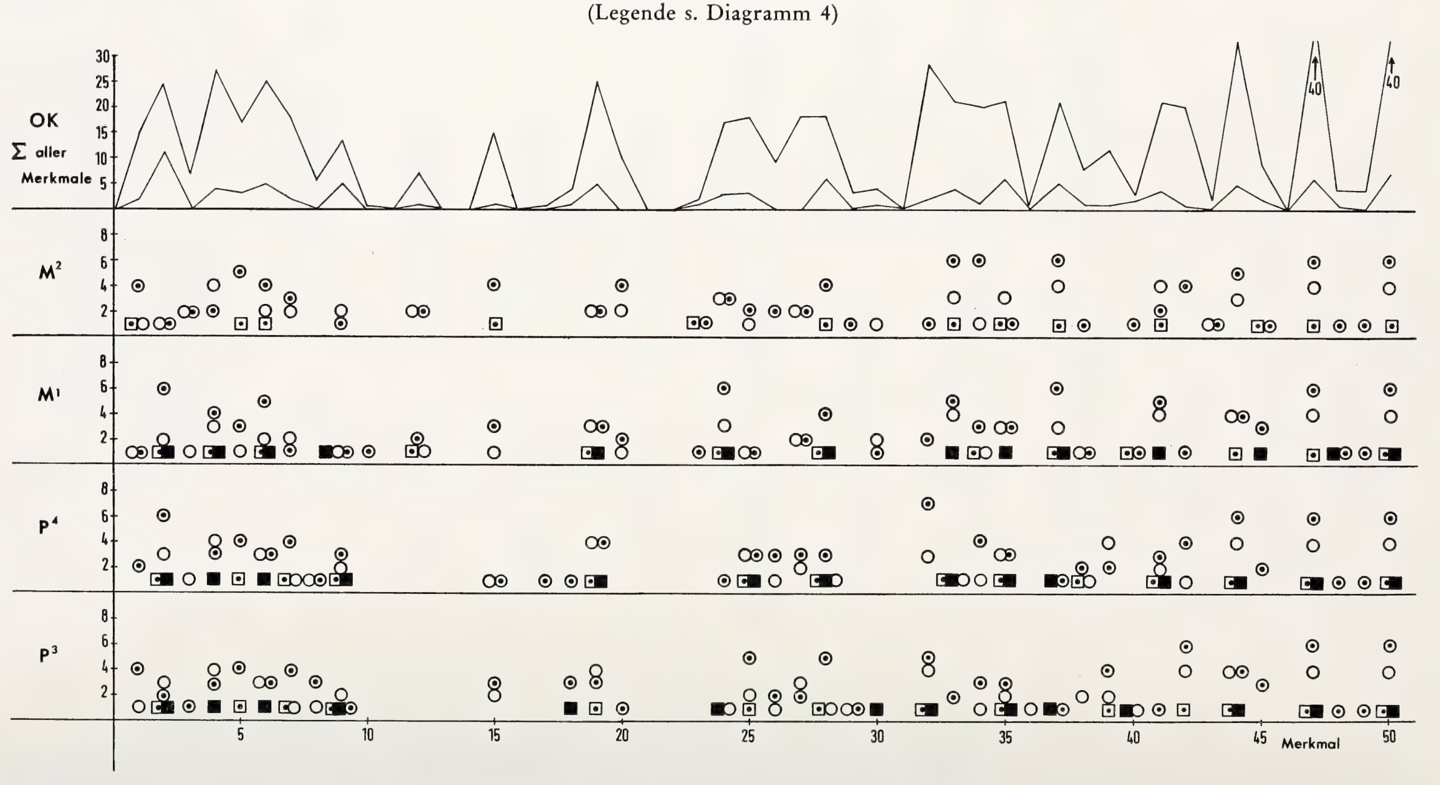
Innenpfeilerlängen (a) und -indices (b) der Unterkieferzähne unterschiedlicher Abrasionsstadien von römerzeitlichen Hauspferden aus Krefeld-Gellep

Lfd. Nr.		Abrasionsstufe I				Abrasionsstufe II				Abrasionsstufe III		
		P_3	P_4	M_1	M_2	P_3	P_4	M_1	M_2	P_3	P_4	M_1
(größerer Schlag?)												
1	a	17,0	14,7	14,0	13,3	—	—	—	—	—	—	—
	b	63,0	56,8	53,8	52,8	—	—	—	—	—	—	—
3	a	—	—	—	—	18,0	16,0	13,3	12,8	—	—	—
	b	—	—	—	—	64,7	58,2	54,2	52,2	—	—	—
5	a	—	—	—	—	18,5	16,5	14,5	13,7	—	—	—
	b	—	—	—	—	64,5	59,9	58,0	52,0	—	—	—
6	a	—	—	—	—	18,0	16,0	13,6	13,0	—	—	—
	b	—	—	—	—	67,3	61,5	56,7	53,7	—	—	—
9	a	16,5	15,3	13,5	13,8	—	—	—	—	—	—	—
	b	57,6	53,7	53,3	49,6	—	—	—	—	—	—	—
10	a	—	—	—	—	17,0	16,0	12,3	12,0	—	—	—
	b	—	—	—	—	69,4	65,0	56,0	51,0	—	—	—
20	a	—	—	—	—	17,3	17,0	14,1	13,5	—	—	—
	b	—	—	—	—	67,6	67,7	58,8	55,5	—	—	—
22	a	—	—	—	—	19,5	18,5	13,3	13,8	—	—	—
	b	—	—	—	—	71,0	68,0	55,3	57,3	—	—	—
23	a	18,0	15,8	15,0	12,5	—	—	—	—	—	—	—
	b	62,5	67,5	59,2	50,0	—	—	—	—	—	—	—
24	a	—	—	—	—	16,7	15,0	13,0	—	—	—	—
	b	—	—	—	—	61,0	56,5	51,5	—	—	—	—
25	a	—	—	—	—	16,3	16,0	14,0	13,2	—	—	—
	b	—	—	—	—	58,2	60,5	56,8	50,8	—	—	—
27	a	17,0	16,2	15,5	14,4	—	—	—	—	—	—	—
	b	56,5	52,2	54,7	52,7	—	—	—	—	—	—	—
28	a	—	—	—	—	16,7	15,3	13,0	12,8	—	—	—
	b	—	—	—	—	66,5	61,5	66,5	56,3	—	—	—
29	a	—	—	—	—	17,0	14,8	13,0	13,0	—	—	—
	b	—	—	—	—	60,6	57,7	52,3	50,0	—	—	—
(kleinerer Schlag?)												
4	a	—	—	—	—	—	—	—	—	16,0	14,5	11,3
	b	—	—	—	—	—	—	—	—	61,0	55,2	53,8
11	a	—	—	—	—	16,0	15,5	12,9	12,8	—	—	—
	b	—	—	—	—	66,6	62,5	62,3	58,2	—	—	—
16	a	14,0	12,0	12,0	11,2	—	—	—	—	—	—	—
	b	58,8	52,2	54,0	51,6	—	—	—	—	—	—	—

Diagramm 3

Odontogramm des Schmelzfaltenbildes der Oberkieferzähne unterschiedlicher Abrasion bei den römerzeitlichen Pferden von Krefeld-Gellep

(Legende s. Diagramm 4)



Merkmale, die trotz fortschreitender Abrasion (A) nur einer geringen Variabilität unterliegen, wie die Protoconlänge und die Länge des Innenpfeilers sind demnach für solche Studien am besten geeignet.

In der Tabelle 11 habe ich die Protoconlängen und -indices der Oberkieferzähne – nach größeren und kleineren Individuen getrennt – zusammengestellt:

Die Protoconlängen sind sehr variabel. Nur das kleinere Pferd (lfd. Nr. 16) hat absolut kleinere Protoconlängen als die übrigen Tiere. – Ähnliches ist auch den Innenpfeilerlängen und -indices der Unterkieferzähne zu entnehmen (s. Tabelle 12). Auch hier hat das kleinere Tier (lfd. Nr. 16) die kürzesten Innenpfeiler.

Die relativen Werte der kleineren Pferde liegen aber bei den Ober- und Unterkieferzähnen meistens innerhalb der Variationsbreiten der größeren Tiere. Dieser Befund spricht wohl für eine gewisse Einheitlichkeit der untersuchten Pferdepopulation. Die größeren und kräftigeren Pferde von Krefeld-Gellep scheinen also ihre Entstehung einer Zuchtauslese zu verdanken.

Was sagt hierzu der Verlauf der Schmelzfalten der Ober- und Unterkieferzähne – wiederum nach größeren und kleineren Tieren getrennt untersucht? Für den Schmelzfaltenverlauf der Oberkieferzähne ist folgendes charakteristisch: Der Protoconkörper ist mittelbreit bis breit. In der Mehrzahl der Fälle vorn und hinten gerundet, aber auch recht häufig zugespitzt. Seine Innenwand ist meist gerade – gewellt, nicht weniger häufig schwach konkav und in einigen Fällen gerade. Die Hinterwand verläuft in der Mehrzahl der Fälle schwach konvex bis gerade. Das Innental ist schmal bis mittelbreit, auch breite Ausbildungen wurden beobachtet. Der Talschluß ist gleich häufig gerade bzw. gerundet. In den meisten Fällen war ein Sporn vorhanden, der aber auch recht oft fehlte. Das Tal ist im allgemeinen lang bis mittellang. Das Parastyl ist meistens abgerundet, weniger häufig ausgebuchtet mit oder ohne Vertiefung. Das Mesostyl ist in der gleichen Zahl der Fälle ausgebuchtet mit und ohne Vertiefung. Die Anzahl der Schmelzfalten im Vorder- und Hintergraben beträgt ein bis drei. Der Zahnschmelz ist überwiegend relativ dünn (s. Diagramm 3 und Abbildungen 1a bis c).

Die Schmelzfalten der Unterkieferzähne: Die Doppelschlinge ist in fast allen Fällen weit geöffnet und verläuft unregelmäßig bzw. U-förmig. Das Metaconid ist in der Mehrzahl rund bis rundlich, teilweise mit einer konkaven Bucht. Auch eine Birnenform wurde oft beobachtet. Das Metastylid ist fast ausschließlich oval und konvex ausgebuchtet. Das Entoconid ist rund bzw. rundlich. Bei einigen Zähnen ist dieses Merkmal halbkreisförmig mit geradem Außenrand. Die Außenwand des Protoconids ist sehr variabel, gleich häufig konkav, gerade und konvex. Das Hypoconid ist meist gerade oder konkav, ein konvexer Verlauf wurde nur selten beobachtet.

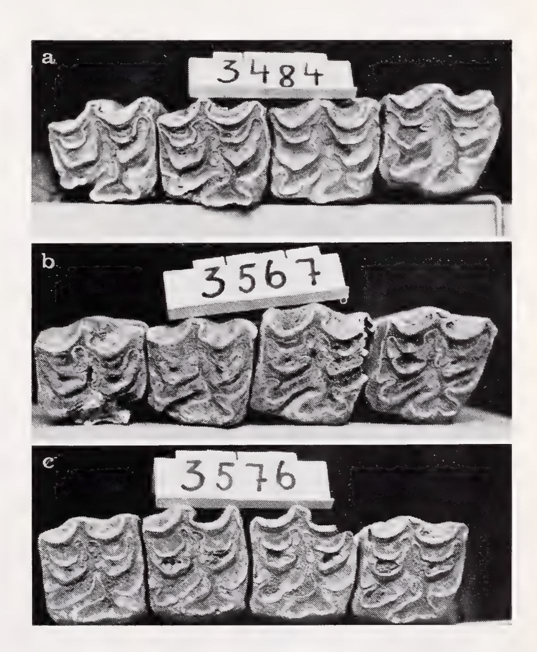
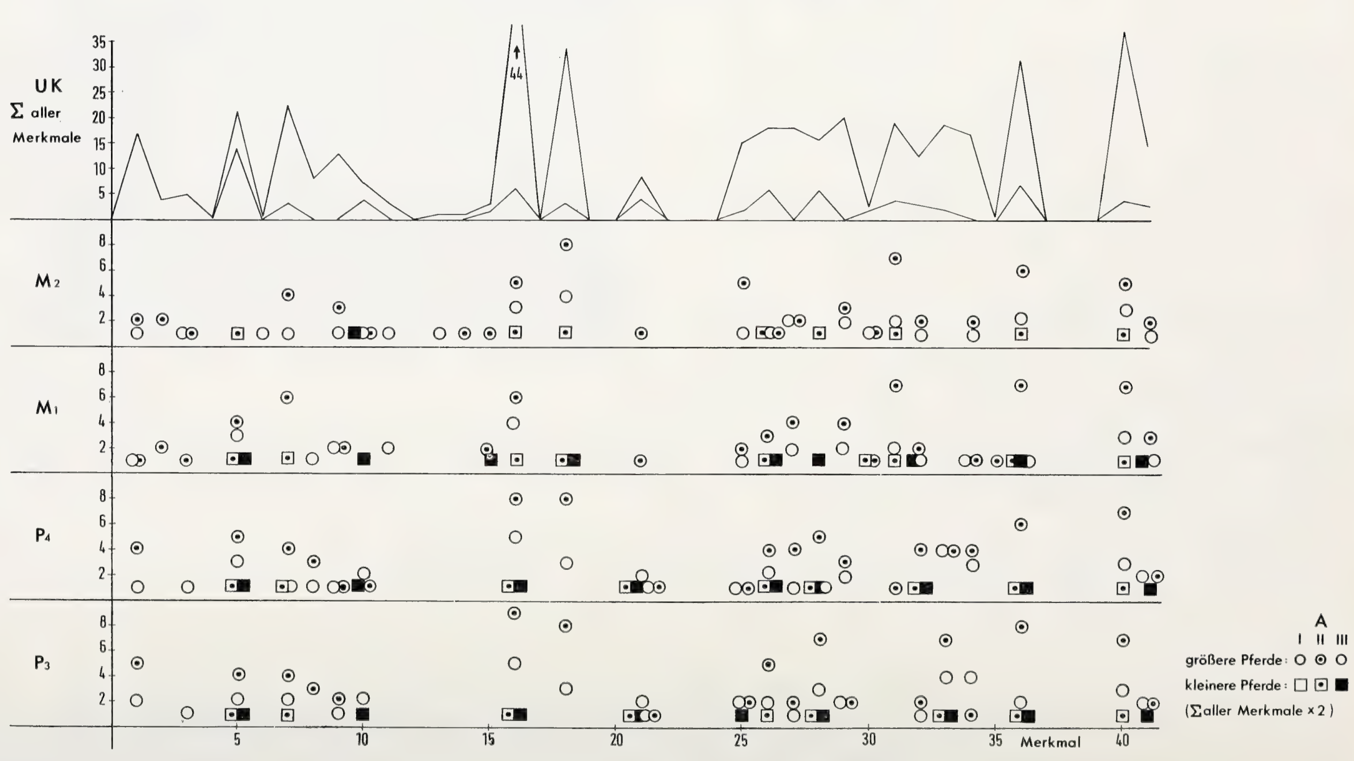


Abb. 1. a = rechte Oberkieferzahnreihe (P^3 — M^2) des Pferdes aus Grab Nr. 3484 (lfd. Nr. 7): b = rechte Oberkieferzahnreihe (P^3 — M^2) des Pferdes aus Grab Nr. 3567 (lfd. Nr. 23); c = rechte Oberkieferzahnreihe (P^3 — M^2) des Pferdes aus Grab Nr. 3576 (lfd. Nr. 28)

Diagramm 4

Odontogramm des Schmelzfaltenbildes der Unterkieferzähne unterschiedlicher Abrasion bei den römerzeitlichen Pferden von Krefeld-Gellep



Auch die Tiefe des Außentales ist sehr variabel: Bei den Molaren ragt es in den Isthmus hinein, bei den Prämolaren bleibt es stets darüber. Das Außental erreicht sowohl bei den Prämolaren als auch bei den Molaren oft nur die Basis des Isthmus. Den meisten Zähnen fehlt der Sporn oder er ist nur einfach vorvorhanden. Der Zahnschmelz ist bei den Unterkieferzähnen relativ dick, aber auch dünnerer Schmelz ist relativ häufig (s. Diagramm 4 und Abbildungen 2a bis c).

Ein Vergleich der Schmelzmuster der größeren und kleineren Tiere von Krefeld-Gellep, wie er den Odontogrammen (Diagramm 3 und 4) zu entnehmen ist, zeigt, daß beide Größengruppen in den meisten Merkmalen übereinstimmen. Dieses Ergebnis unterstreicht die Befunde an den Schmelzmusterstraßen, in unseren größeren Pferden keine Importe zu sehen: Sie verdanken offensichtlich ihre Entstehung einer Selektion aus den kleineren und primitiveren Landpferden der damaligen Zeit. Eine Bestätigung dieser Befunde können allerdings erst Schmelzmusteranalysen von Pferden aus anderen Teilen des damaligen römischen Imperiums bringen.

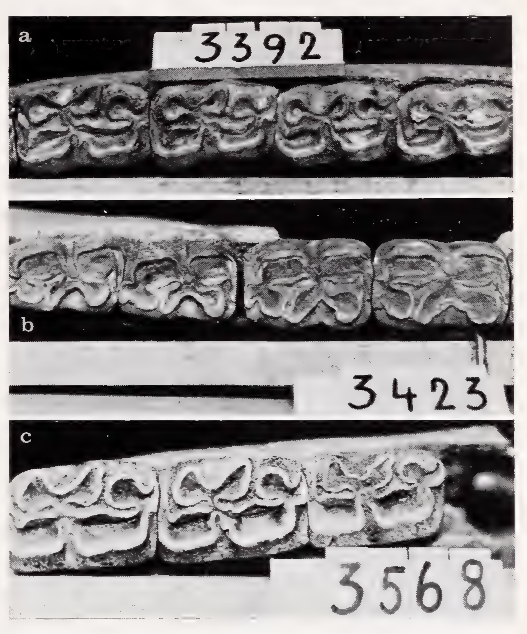


Abb. 2. a = linke Unterkieferzahnreihe (P_3 — M_2) des Pferdes aus Grab Nr. 3392 (lfd. Nr. 1); b = linke Unterkieferzahnreihe (P_3 — M_2) des Pferdes aus Grab Nr. 3423 (lfd. Nr. 3); c = linke Unterkieferzahnreihe (P_3 — M_1) des Pferdes aus Grab Nr. 3568 (lfd. Nr. 24)

8. Diskussion der Ergebnisse und Zusammenfassung

Die Untersuchungen der Skelettreste von ungefähr 31 Pferden aus Krefeld-Gellep, die beim Bataveraufstand 69 n. Chr. umkamen, ergibt, daß sie in Größe und Wuchs recht heterogen waren.

Im Widerrist variieren sie von 1,17 m bis 1,54 m; die größeren Tiere sind auch breitwüchsiger als die kleineren. Eine Trennung der Pferde in mehrere Größengruppen ist also möglich: Die größeren Exemplare unseres Materials entsprechen in ihrem Habitus heutigen Fjordpferden, die kleineren sind kleiner als rezente Islandponys. — Doch können wir deshalb bei diesen Tieren schon von verschiedenen Rassen (besser „Schlägen") sprechen?

Für die Gelleper Pferde bleibt zunächst festzustellen, daß sie sich in den Rahmen der übrigen aus Zentraleuropa bekannt gewordenen römerzeitlichen Hauspferde einordnen. Auch die Proportionierung der einzelnen Extremitäten entspricht den aus anderen Fundstellen bekannt gewordenen Werten, soweit ein größeres Material bzw. Gesamtskelette untersucht wurden. Abweichungen ergeben sich im allgemeinen dann, wenn nur wenige Langknochen einer Auswertung zur Verfügung stehen, wie u. a. bei den Römerpferden von Mainz. — Ist es in solchen Fällen überhaupt möglich auf eine bestimmte Nutzungsrichtung, wie z. B. auf „Laufpferde" zu schließen?

Nach Auffassung verschiedener Autoren sollen Pferde mit einer Schulterhöhe

über 1,50 m aus anderen Teilen des römischen Imperiums eingeführt worden sein, kleinere wurden von den ins Land gekommenen Römern aus bodenständigen Landrassen gezüchtet. Da die Pferde von Krefeld-Gellep infolge ihrer großen Variation fast alle bekannten Widerristhöhen einschließen, konnte bei diesen Tieren der Frage nach Importgut oder züchterischer Selektion zu größeren Pferden nachgegangen werden.

Mit Herre und Röhrs (1971) u. a. wissen wir um die unabhängige Veränderung von Körper- und Zahngrößen: Auf Größe gezüchtete Tiere können zunächst noch die kleineren Zähne der Ausgangspopulation besitzen. Erst nach mehreren Generationen kommt es zu einer „Harmonisierung" zwischen Körper- und Zahngrößen. Unser Material deutet sowohl bei größeren als auch bei kleineren Pferden auf ein „harmonisches" Verhältnis dieser Merkmale hin und läßt in ersteren eine „ältere" Zuchtform vermuten.

Die Auswertung der Odontogramme ergab ferner eine gute Übereinstimmung zwischen den kleineren und größeren Tieren: Die größeren Pferde von Krefeld-Gellep würden demnach ihre Entstehung einer Selektion aus kleineren heimischen Landpferden verdanken. Diese schon früher von anderen Autoren (Liepe 1958; Frank 1962; Boessneck 1964) vertretene Auffassung wird durch die vergleichende Betrachtung der Schmelzmuster erstmals exakter faßbar. Eine endgültige Bestätigung kann jedoch erst eine größere Anzahl von Schmelzmusteranalysen von Pferden aus anderen Teilen des damaligen römischen Imperiums bringen. — Es ist also wenig sinnvoll, den Pferdetyp im römischen Mainz auf Kreuzungen mit aus Spanien importierten ramsköpfigen (besser wohl ramsnasigen) Pferden zurückführen zu wollen. Denn nach Boessneck (mdl. Mitt. auf dem internationalen Symposium in Budapest 1971) fehlt außerdem auf der iberischen Halbinsel bis heute der Nachweis über ein Vorkommen ramsnasiger Pferde. Und was verstehen Hemmer und Jaeger (1969) bei den Römerpferden von Mainz unter einer „Population, die juvenil einen Veredlungstyp des Pferdestammes anzeigt, die reifend eine Pony-Grundlage ausprägt (S. 356)", wie sich Ebhardt auszudrücken pflegt?

Phylogenetische Studien dürfen sich nicht in der Erarbeitung von sogenannten „Typen" oder „Typenanteilen" erschöpfen, sie verlangen ein detailliertes Studium eines sich dynamisch vollziehenden Stammeswandels (s. hierzu u. a. Nobis 1971, 1973 im Druck).

Somit ergibt sich für die Hauspferde von Krefeld-Gellep, daß am Bataveraufstand fast ausschließlich jüngere Hengste unterschiedlicher Größe und verschiedener Wuchsform beteiligt waren. Eine „Rassen"-Differenzierung ist mit Sicherheit bei diesen Tieren noch nicht zu belegen.

Interessant ist sicherlich die Frage nach den damaligen Besitzern der Pferde. So wäre die Annahme sehr reizvoll, in den Römern die Eigentümer der größeren und in den Batavern die der kleineren Tiere zu sehen. — Von 31 Pferden waren nur drei klein (Grabnummern 3424, 3489/1 und 3510), woraus zu folgern wäre, daß die Bataver damals in der Schlacht nur wenige Pferde verloren oder daß sie gegen die römischen Reiter überwiegend zu Fuß kämpften. Vielleicht können hier später einmal Grabbeigaben oder schriftliche Quellen weiteren Aufschluß geben — die morphologische Forschung vermag dies heute noch nicht.

Summary

A discussion on the Roman horse in Central Europe based on the skeleton remains from the Bataver battle near Krefeld-Gellep in 69 A. D.

It was possible to study the remains of at least 31 Roman horses found in the burial grounds at Krefeld-Gellep.

The majority of the animals were hardly older than 7 years of age, 4—5 year-old animals seemed to be the most preferred battle-horses of the Romans and/or Bataver. More than half of these animals are males most probably stallions. The heights of withers of the Gellep horses were reckoned from the single and average data of the long bones. These were in the case of two horses from the graves No. 3510 and 3424 117 cm and 126.5 cm. The animals from the other graves vary in height between 138—154 cm. The mean height of the larger group was 146 cm. In comparison to recent races, we can say that the smaller horses of that time were even smaller than present day Iceland ponys which are 130 cm in height on an average. The lager animals were on an average only a little bigger than recent Fjord horses. The mean height of this recent race is in the male 144—145.3 cm.

Taking into consideration their grown it was seen that the smaller horses from Gellep were thinner than the larger ones. This is also the case between the smaller Iceland ponys and the larger Fjord horses. According to size and growth the domestic horses from Krefeld-Gellep could represent two different breeds. The great variation of individual measurements of long bones and of growth should not be taken as a criterion for recent races.

The question whether the larger horses were imported or if they were selected from local breeds could be answered by close study of the 'enamel-fold-picture' of the upper and lower jaw teeth. As there is a great deal of similarity between the smaller and larger horses, we can come to the conclusion that the larger ones have been bred from a specialized selection of the smaller ones.

Of course it would be interesting to have the Romans as the owners of the larger horses and the Batavor as owners of the smaller ones. Only three of the thirty-one horses were small (graves No. 3424, 3489/1 and 3510) which could bring us to the conclusion that the Bataver only lost a few horses in the battle or that they fought against the Roman cavalry on foot.

The morphological study of the domestic horses from Krefeld-Gellep can give us no answer. Perhaps at a later date archeological finds or written sources can help us further.

Literatur

Boessneck, J. (1957): Tierknochen. In: Materialhefte zur Bayerischen Vorgeschichte 9 (Cambodonumforschungen 1953 - I), 103—116.

— (1958): Studien an vor- und frühgeschichtlichen Tierresten Bayerns II. Zur Entwicklung vor- und frühgeschichtlicher Haus- und Wildtiere Bayerns im Rahmen der gleichzeitigen Tierwelt Mitteleuropas. Habil. schr. Tiermed. Fak. Univ. München.

— (1964): Die Tierknochen aus den Grabungen 1954—1957 auf dem Lorenzberg bei Epfach. In: Werner, J. u. a.: Studien zu Abodiacum-Epfach, 213—261.

Boessneck, J.; Ciliga, T. (1966): Zu den Tierknochenfunden aus der Siedlung der römischen Kaiserzeit auf dem ‚Erbbrink' bei Seinstedt, Kreis Wolfenbüttel. Neue Ausgrabungen und Forschungen in Niedersachsen **3**, 145—179.

Clason, A. T. (1967): Animal and man in Holland's past. Palaeohistoria XIII A, 1–247, XIII B, 1—190. Groningen: J. B. Wolters.

Driesch-Karpf, v. d. (1969): Ein Pferdeskelett der römischen Kaiserzeit aus Gielde, Kreis Goslar. Neue Ausgrabungen und Forschungen in Niedersachsen **4**, 187–192.

Ehret, R. (1964): Tierknochenfunde aus der Stadt auf dem Magdaleesberg bei Klagenfurt II. Carnivora, Lagomorpha und Equidae. Kärntner Museumsschriften XXXIV, 1—63.

Frank, K. G. (1962): Neue Funde des Pferdes aus dem keltischen Oppidum Manching. Diss. München, 44 S.

Hemmer, H.; Jaeger, R. (1969): Pferde zur Römerzeit in Mainz. Mz. Natur. Arch. **8**, 347 bis 362.

Herre, W. (1951): Kritische Bemerkungen zum Gigantenproblem der Summoprimaten auf Grund vergleichender Domestikationsstudien. Anat. Anz. **98**, 49—65.

— (1961): Grundsätzliches zur Systematik des Pferdes. Z. Tierzüchtg. Züchtgsbiol. **75**, 57—78.

Herre, W.; Röhrs, M. (1971): Domestikation und Stammesgeschichte. In: Die Evolution der Organismen Bd. II/2, 29—174. HrG. G. Heberer, 3. Aufl. Stuttgart: Gustav Fischer.

Kiesewalter, L. (1888): Skelettmessungen am Pferd. Diss. Leipzig.

LIEPE, H.-U. (1958): Die Pferde des Lateneoppidums Manching. Diss. München, 32 S.

MENNERICH, G. (1968): Römerzeitliche Tierknochen aus drei Fundorten des Niederrheingebiets. Diss. München, 176 S.

MÜLLER, H.-H. (1955 a): Bestimmung der Höhe im Widerrist bei Pferden. Jahresschrift f. Mitteleuropäische Vorgeschichte **39,** 240—244.

— (1955 b): Osteologische Untersuchungen der Pferde von Großörner-Molmeck vom Ende des 5. Jh. n. Chr. Wiss. z. Univ. Halle, Ges.-Sprachw. **4,** 661—696.

MÜLLER, R. (1967): Die Tierknochenfunde aus den spätrömischen Siedlungsgeschichten von Lauriacum II. Wild- und Haustierknochen ohne die Rinder. Diss. München, 143 S.

MUSIL, R. (1962): Zur Problematik der Datierung von Würmsedimenten auf der Basis paläontologischer Funde. Eiszeitalter und Gegenwart **13,** 106—114.

— (1969): Die Pferde der Pekarna-Höhle (Ein Beitrag zur Problematik der Evolution von Equiden). Z. Tierzüchtg. Züchtgsbiol. **86,** 147–193.

NOBIS, G. (1955): Beiträge zur Abstammung und Domestikation des Hauspferdes. Ibid. **64,** 201—246.

— (1962): Zur Frühgeschichte der Pferdezucht. Die Pferde der Wikingerzeit aus Deutschland, Norwegen und Island. Ibid. **76,** 125—185.

— (1971): Vom Wildpferd zum Hauspferd. Studien zur Phylogenie pleistozäner Equiden Eurasiens und das Domestikationsproblem unserer Hauspferde. Fundamenta B 6. Köln-Wien: Böhlau.

— (1973): Welche Aussagen gestatten die Wildpferde von Feldkirchen-Gönnersdorf (Kreis Neuwied) zur Frage nach dem Wildahn unserer Hauspferde? Internationales Symposium z. Domestikation und Frühgeschichte d. Haustiere in Budapest 1971; im Druck.

PIRLING, R. (1966): Das römisch-fränkische Gräberfeld von Krefeld-Gellep. 1. u. 2. Teil: Germ. Denkmäler der Völkerwanderungszeit. Serie B: Die fränkischen Altertümer des Rheinlandes Bd. 2, Hrg. K. BÖHNER. Berlin: Gebr. Mann.

REQUATE, H. (1962): Tierreste aus dem römischen Kastell Asciburgium. Z. Tierzüchtg. Züchtgsbiol. **77,** 62—73.

VITT, V. O. (1952): Die Pferde der Kurgane von Pasyryk. Sovjetskaja Arch. XVI (russ.).

WALDMANN, K. (1966): Die Knochenfunde aus der Colonia Ulpia Traiana, einer römischen Stadt bei Xanten am Niederrhein. Beihefte der Bonner Jahrbücher **24,** 1—79, 5 Diagr., 7 Tfln.

WENDT, W. (1969): Untersuchungen über die Tierwelt einer römerzeitlichen Siedlung aus Bonn. Forschungsberichte (Archäologie und Biologie) **15,** 172—179. Wiesbaden: Franz Steiner.

Anschrift des Verfassers: Prof. Dr. GÜNTER NOBIS, Laboratorium f. Domestikationsforschung und Geschichte der Haustiere. Inst. f. Ur- und Frühgeschichte der Universität Köln, D-5000 Köln 41, Weyertal 125

SCHRIFTENSCHAU

KERMACK, D. M., and KERMACK, K. A. (eds.): **Early Mammals.** Supplement 1 to the Zoological Journal of the Linnean Society. Vol. 50, 1—203. Academic Press London 1971. £ 5.30.

Nach den grundlegenden Untersuchungen der mesozoischen Mammalia durch G. G. SIMPSON gegen Ende der 20er Jahre stagnierte die Forschung auf diesem Gebiet für lange Zeit. Erst während der letzten 10—15 Jahre begannen sich infolge verbesserter Ausgrabungs- und Präparationsmethoden viele Neufunde einzustellen. Durch die Berücksichtigung funktioneller Aspekte konnte das Verständnis primitiver Säuger-Dentitionen, woraus das Fundmaterial ja weitgehend besteht, wesentlich vertieft werden. Die Paläontologie der mesozoischen Säuger hat sich geradezu in eine Spezialdisziplin verwandelt. Maßgebliche Sachkenner haben Beiträge zum vorliegenden Band geliefert, der auf einem Symposium der Linnean Society, London 1970, basiert.

Als unmittelbare Vorläufer der Mammalia gelten nach neueren Auffassungen Formen wie *Thrinaxodon* (Cynodontia; Galesauridae) aus der unteren Trias von Südafrika (HOPSON 1969). Derselbe Autor legt hier eine Untersuchung des postcaninen Zahnwechsels des gomphodonten Cynodontiers *Diademodon* vor, der allerdings nicht direkt auf der Entwicklungslinie zu den Mammalia liegt. Der Modus des Zahnersatzes, der u. a. Rückschlüsse auf die Ernährungsweise der Jungtiere gestattet, spielt neuerdings in der Definition des Säugerstatus eine wichtige Rolle. Bei allen bisher bekannten Cynodontiern kann noch nicht von „Milch-Dentitionen“ gesprochen werden, vielmehr zeigen sie den typischen Zahnwechsel der synapsiden Reptilien. Die Diphyodontie der Mammalia entstand relativ spät, vermutlich im Zusammenhang mit den zunehmend komplexen Anforderungen der postcaninen Okklusion.

R. G. EVERY und W. G. KÜHNE entwickelten die Vorstellung, daß der Zahnabschliff durch zwei voneinander unabhängige Vorgänge erfolgt: einmal die Abrasion durch Kontakt der Zähne mit der Nahrung, zum anderen die sogenannte Thegosis durch Kontakt der Zähne untereinander. Zusammen bringen sie die Zähne in einen optimalen Funktionszustand. J. R. E. MILLS beschreibt eingehend das Gebiß von *Morganucodon* und schließt eine profunde Diskussion der systematischen Zusammenhänge der mesozoischen Säuger an; danach existierten in der oberen Trias folgende Säugergruppen, die unabhängig voneinander dieses Evolutionsniveau erreicht hatten: 1. die Morganucodontidae *(Morganucodon, Erythrotherium)*, 2. Sinoconodontidae fam. nov. *(Sinoconodon, Megazostrodon)*, 3. Kuehneotheriidae *(Kuehneotherium)* und 4. die sehr unzureichend bekannten Haramyidae, deren Säugerstatus noch keineswegs gesichert erscheint. Nur die Kuehneotheriidae gelten heute als Vorläufer der Panthotheria und somit der Meta- und Eutheria. Hingegen sieht MILLS gewisse Zusammenhänge zwischen den ersten zwei Taxa und den aberranten jurassischen Gruppen der Triconodontinae und den Docodonta; auch mit den Monotremata gibt es einige übereinstimmende Merkmale, während die Beziehungen zwischen den Morganucodontidae und den Multituberculata sehr fraglich sind. SIMPSON erwägt in diesem Band sogar eine Verwandtschaft zwischen Haramyidae und Multituberculata. Die komplizierte Okklusion der Molaren von Morganucodon steht auf dem Evolutionsniveau der Säuger, während Variabilität der Zahnformel, Modus des Zahnwechsels und die Morphologie des Frontgebisses noch viele Anklänge an die Cynodontia aufzeigen.

A. W. CROMPTON dokumentiert an Hand einer Serie neuerer Fossilfunde die Herausdifferenzierung des primitiven tribosphenischen Säugermolaren und interpretiert diesen Entwicklungsgang auf konstruktiver und funktioneller Basis. Vom sehr unsprünglichen *Kuehneotherium* ausgehend, erweist sich in erster Linie die wachsende Bedeutung transversaler Bewegungskomponenten für die Evolution des tribosphenischen Molarentyps als verantwortlich; weiterhin ist die Ausbildung neuer Kauflächen und Scher-Facetten offenbar evolutiv prämiert. Durch die Formen *Kuehneotherium — Amphitherium — Aegialodon — Pappotherium* sind diese Vorgänge tatsächlich belegbar; in etwa entspricht diese morphologische Reihe auch einer direkten phylogenetischen Linie.

Nach B. KREBS schließen Struktur und Anzahl der Zähne die jurassischen Dryolestidae als direkte Vorformen der höheren Theria aus. Am Unterkiefer dieser Pantotheren-Gruppe lassen sich teilweise am Unterkiefer noch Reste von Coronoid, Spleniale und Cartilago Meckeli nachweisen, die dann bei der unter-kretazischen *Crusafontia* verschwunden sind.

Neues, ziemlich komplettes Schädelmaterial von Multiberculata aus der Oberkreide der Mongolei eröffnet die Möglichkeit, Merkmale des Craniums für systematische Erörterungen heranzuziehen (K. A. KERMACK und Z. KIELAN-JAWOROWSKA). Der Verschluß der seitlichen Schädelwand erfolgte bei den diversen Säuger-Taxa auf unterschiedlichem Wege: Bei den

Theria wird sie durch Alisphenoid und Squamosum gebildet, dagegen bei den Docodonta, Triconodonta, Multituberculata und Monotremata durch eine Knochenlamelle des Petrosum. Unter den Non-Theria zeigen Multituberculata und Monotremata einerseits, sowie Triconodonta und Docodonta andererseits zahlreiche Übereinstimmungen in der Schädelmorphologie.

Die Beiträge von CLEMENS, LEES, SLAUGHTER und FOX stellen Veröffentlichungen teils neuer kreidezeitlicher Säugerfaunen dar; sie sind vor allem durch eine ganze Reihe neuer Art- und Gattungsbeschreibungen von besonderer Bedeutung. Die Evolution des Säugerstammes während dieser Epoche wird in mancher Hinsicht verständlicher, da eine Anzahl von Fundlücken ausgefüllt werden konnte. W. A. CLEMENS faßt in einem gesonderten Aufsatz die verschiedenen Aspekte dieses phylogenetischen Abschnitts zusammen. Von Bedeutung für die Säugerevolution waren insbesondere die palaeogeographischen und palaeoklimatischen Verhältnisse der Kreide, weiterhin die Entfaltung der Angiospermen und Insekten bei gleichzeitigem Niedergang der Dinosauria. Abschließend revidiert G. G. SIMPSON noch einmal die vorgetragenen Befunde zur mesozoischen Phylogenie der Mammalia und gelangte zu folgender Klassifikation:

Klasse Mammalia
Unterklasse Prototheria
    Ordnung Monotremata
Unterklasse Allotheria
    Ordnung Multituberculata (zahlreiche Familien)
    Haramyidae
Unterklasse Eotheria
    Ordnung Triconodonta (Sinoconodontidae, Morganucodontidae, Amphilestidae, Triconodontidae)
    Docodonta (Docodontidae)
Unterklasse Theria
Infraklasse Patriotheria
    Ordnung Symmetrodonta (Kuehneotheriidae, Amphidontidae, Spalacotheriidae)
    Pantotheria (Amphitheriidae, Paurodontidae, Dryolestidae, Aegialodontidae)
Infraklasse Metatheria
    Ordnung Marsupialia (zahlreiche Subtaxa)
Infraklasse Eutheria (zahlreiche Subtaxa)

Der Text des vorliegenden Bandes ist nicht ganz einfach lesbar, kann aber als wertvolles Quellenwerk gelten, das sowohl über die besondere Problematik als auch über die rapiden Fortschritte der Paläontologie der basalen Mammalia informiert. W. MAIER, Frankfurt a. M.

DASMANN, F.; MILTON, P.; FREEMAN, H.: **Ecological Principles for Economic Development.** Publ. for: The International Union for Conservation of Nature and Natural Resources (IUCN), Morges, Switzerland, and the Conservation Foundation, Washington, D.C., USA. London — New York — Sydney — Toronto: John Wiley & Sons Ltd., 1973. £ 2.00.

In sehr klarer Form werden hochaktuelle Probleme des Naturschutzes behandelt. Es wird davon ausgegangen, daß Naturschutz und Wirtschaftsentwicklung aufeinander abzustimmen sind, weil sich alle wirtschaftlichen Entwicklungen in Naturgefügen vollziehen, die der Mensch oft schon veränderte. Da jeder biologische Raum nur eine begrenzte Belastbarkeit hat, muß entweder die Zuwachsrate von Arten kontrolliert werden, oder die Sterberate erhöht sich. Für die Belastbarkeit der verschiedenen Lebensräume gibt es unterschiedliche Begrenzungsfaktoren. Grundsätzlich ist es zweckmäßig, eine größtmögliche Artenvielfalt aufrecht zu erhalten. Die Schwierigkeit der Grenzgebiete liegt darin, daß in ihnen die Artenzahl begrenzt ist, und daß sich daher nur schwierig Eingriffe vollziehen lassen. Nach diesen Feststellungen wird in Einzelheiten eingegangen. Die Tropenlandschaften werden erörtert. Ihre Eigenart liegt in der Vielfalt. Daher ist extensive Nutzung geboten; die Möglichkeiten von Ertragssteigerungen durch einheitlichere Kulturen werden aber geprüft. Besondere Anfälligkeiten zeigen sich in Grasländereien in semiariden und subhumiden Gebieten. Die Nützlichkeit des Einsatzes von Feuer in diesen Räumen, die Bedeutung von Wildtier-Management und die Folgen übertriebener Viehhaltung auf diesen Gebieten werden klar herausgearbeitet. Auch die Vor- und Nachteile des Tourismus sind sauber abgewogen. Die überragende Bedeutung rechter Bearbeitung von Agro-Ökosystemen ist dargestellt. Problemen der Wasserwirtschaft wird im Schlußabschnitt die Aufmerksamkeit gewidmet. Das Buch verdient die Aufmerksamkeit aller Säugetierforscher, welche sich für Fragen des Naturschutzes interessieren. Es ist ungewöhnlich aufschlußreich und vielseitig. W. HERRE, Kiel

STRANDGAARD, H.: **The Roe Deer** ***(Capreolus capreolus)*** **Population at Kalø and the Factors Regulating its Size.** Danish Review of Game Biology 7, 1—205, Communication No. 95 from Vildtbiologisk Station Kalø.

Obwohl das Reh die häufigste Cervidenart Europas ist, wurden an ihm umfassende Freilandstudien bisher nur in erstaunlich geringem Maß durchgeführt. STRANDGAARD hat in seiner nunmehr vorliegenden Studie einen ausgezeichneten Beitrag zur Klärung der Frage geleistet, welche Faktoren bei der innerartlichen Regulation von Rehpopulationen wirksam sind. Nahezu 10 000 Beobachtungen an einem Bestand, von dem fast alle Tiere individuell markiert waren, bilden eine sichere Grundlage für diese außerordentlich detaillierte und klare Analyse. Basierend auf der genauen Kenntnis der Population nach Größe, Alters- und Geschlechterzusammensetzung war es möglich, den Turnover mit seinen Mechanismen zu ermitteln und diese getrennt für jede Alters- und Geschlechtergruppe herauszuarbeiten. In diese Betrachtung werden sowohl die gegenseitigen Beziehungen der Individuen zueinander als auch ihr Verhalten zum bewohnten Raum und darüber hinaus die Auswirkungen der Veränderungen des Habitats mit einbezogen. G. HEIDEMANN, Kiel

WETZEL, R.; RIECK, W.: **Krankheiten des Wildes.** Feststellung, Verhütung und Bekämpfung. 2. neubearb. Aufl. Hamburg und Berlin: Paul Parey, 1972. 256 S., 102 Abb., Kt. 38,— DM, Ln. 45,— DM.

Schon seit langem hat sich dieses Buch für einen weiten Benutzerkreis als ein außerordentlich nützliches und praktisches Nachschlagewerk bewährt. Sowohl den Jägern, Wildhändlern und Landwirten als auch den Veterinären, Wildbiologen und Behörden vermittelt es in prägnanter und verständlicher Form die Möglichkeit, Krankheiten der Wildtiere zu erkennen, detaillierte Informationen über Krankheitsursachen und -verläufe zu erfahren und darüber hinaus gezielte Maßnahmen zur Vorbeuge und Bekämpfung einzuleiten und durchzuführen. Zahlreiche instruktive Abbildungen erleichtern das Verständnis. Sehr hilfreich sind auch die Hinweise auf die Verwertbarkeit erkrankter Wildtiere für den menschlichen Genuß sowie das Aufzeigen möglicher Gefahren, welche durch den Kontakt mit krankem Wild ausgelöst werden können. In diese Neuauflage sind eine Fülle neuer Erkenntnisse und Erfahrungen aus der Wildpathologie eingearbeitet worden. Umfangreiche Literaturangaben am Schluß der einzelnen Kapitel vervollständigen den besonderen Wert dieses Werkes.

G. HEIDEMANN, Kiel

UECKERMANN, E.: **Der Sikawildabschuß.** H. 7 der „Schriftenreihe der Forschungsstelle für Jagdkunde und Wildschadenverhütung". Hamburg und Berlin: Paul Parey, 1972. 55 S., 36 Abb., Kt. 9,80 DM.

UECKERMANN verfolgt mit dieser Broschüre das Ziel, dem Sikawildjäger einen brauchbaren Leitfaden in die Hand zu geben, aus dem dieser Informationen zur Artdiagnose, Einbürgerungsgeschichte, Biologie, Ökologie und Populationsdynamik, vor allem jedoch zu einer sinnvollen Bejagung der Art beziehen kann. Auch für den Zoologen enthält diese Arbeit zahlreiche wertvolle Hinweise. Der Verfasser verschweigt nicht, daß das Wissen um die Biologie der einheimischen Sikahirsche noch sehr lückenhaft ist und eingehende Studien zur Klärung seiner Lebensgewohnheiten notwendig sind. In der Bundesrepublik Deutschland leben, verteilt auf 6 verschiedenen Vorkommen ca. 1000 Sikahirsche als Jagdwild in voller Freiheit. Ziel der einzelnen Einbürgerungsaktionen seit 1928 war die Hebung der Jagd. Dabei wurden gelegentlich wichtige, bei der Ansiedlung gebietsfremder Arten zu berücksichtigende Überlegungen außer acht gelassen. So wurden z. B. kaum die ökologischen Auswirkungen auf einheimische Wildarten sowie auf die besiedelte Umwelt im weitesten Sinne in Erwägung gezogen. Die Erfahrung lehrt, daß Konkurrenz zu den angestammten Hirscharten und zum Damwild eine vermutlich untergeordnete Rolle spielt. Das gelegentliche Auftreten empfindlicher, durch Sikawild verursachter Schälschäden dagegen kann als Hinweis auf die Fragwürdigkeit übereilt durchgeführter Faunenbereicherungen verstanden werden und unterstreicht die Bedeutung der hier vorgelegten Richtlinien für eine zielbewußte Sika-Wildbestandsbewirtschaftung, die sowohl den ökologischen als auch forst- und jagdwirtschaftlichen Belangen Rechnung trägt. Bei der Auswahl der einzubürgernden Individuen wurde vielfach die Provenienz der Tiere unberücksichtigt gelassen. Als Folge davon bilden heute einige Bestände ein unerwünschtes Konglomerat verschiedener Unterarten von *Cervus nippon.* Bastardierungen mit Rotwild sind nicht unbedingt auszuschließen. G. HEIDEMANN, Kiel

BURROWS, R.; MATZEN, K.: **Der Fuchs.** Aus der Reihe „BLV – Jagdbiologie". 184 S., 15 Fotos, 3 Zeichn. München: BLV Verlagsgesellschaft 1972. 22.– DM.

R. BURROWS sammelte annähernd drei Jahre lang regelmäßig zu jeder Jahres-, Tages- und Nachtzeit im Gebiet von Kent/England Informationen über Lebensgewohnheiten des Rotfuchses. Eine Fülle von Einzelbeobachtungen werden zu einem Mosaikbild vom Fuchsverhalten zusammengesetzt und nach folgenden Kriterien geordnet: Körperliche Merkmale, Bau und Revier, Nahrung, Sozialverhalten und Ökologie.

B. zeigt dabei, daß es praktisch aussichtslos ist, einzelne Individuen über längere Zeit in freier Wildbahn zu beobachten und ihre Aktivität zu verfolgen. Möglicherweise liegt hierin ein Grund, daß neben der fast ausschließlichen Beschreibung keine Verhaltensmuster durch Tabellen und Diagramme belegt werden.

Die Tollwut und der Fuchs als ein Überträger dieser Seuche, Verbreitung und Bekämpfung derselben sind besonders eingehend behandelt worden. Übersetzer MATZEN ergänzt im Hinblick auf deutsche Verhältnisse diesen wichtigen Beitrag.

Der vorliegende Band richtet sich zunächst an Jäger und Tierärzte, dürfte aber auch bei biologisch interessierten Laien Beachtung finden. P. EBINGER, Hannover

JANTSCHKE, F.: **Orang-Utans in Zoologischen Gärten.** In: W. WICKLER (Hrsg.): Ethologische Studien. München: R. Piper & Co. Verlag, 1972. Pp. 19,80 DM.

Dieser gründlichen Studie — der Doktorarbeit des Autors — liegen neben der Bearbeitung der Literatur mehrjährige eigene Beobachtungen von Orang-Utans in zwei deutschen zoologischen Gärten und ergänzend in drei weiteren Tiergärten zugrunde. Die Arbeit untersucht die Frage, wie sich Orang-Utans mit der gegenüber ihrem Biotop sehr stark veränderten Zoowelt abfinden bzw. wie sie sich anpassen. Es werden zahlreiche interessante Beobachtungen vorgelegt über ihre Fortbewegung, die Nahrungsaufnahme, Nestbauverhalten, Körperpflege, über Sozial-, Sexual- sowie Mutter-Kind-Verhalten, über ihre Manipulationsfähigkeit, das Neugierverhalten, Werkzeuggebrauch usw. Trotz einiger Ansätze ist die Feldforschung über Orang-Utans noch nicht allzuweit gediehen. Diese Arbeit läßt sehr deutlich werden, in welchem Umfang Zoobeobachtungen geeignet sind, die zweifellos dringend notwendige, gründliche Feldforschung an Orangs zu ergänzen bzw. vorzubereiten. Für den Tiergärtner enthält die Arbeit zahlreiche Ansätze, die Haltungsmethode der Orang-Utans zu überdenken. L. DITTRICH, Hannover

CHARLES-DOMINIQUE, P.; MARTIN, R. D.: **Behaviour and Ecology of Nocturnal Prosimians/Comportement et Ecologie de Prosimiens Nocturnes.** Field Studies in Gabon and Madagascar/Etudes de Terrain au Gabon et à Madagascar. H. 9 der Schriftenreihe „Fortschritte der Verhaltensforschung — Advances in Ethology" (Beihefte zur „Zeitschrift für Tierpsychologie — Supplements to Journal of Comparative Ethology") 91 S., 47 Abb., 8 Tab. 39,60 DM.

Die vorliegende Monographie enthält zwei selbständige Beiträge über Freilandbeobachtungen an nächtlich lebenden Halbaffen. Über das Verhalten von *Galago demidovii* in Gabun berichtet P. CHARLES-DOMINIQUE. R. MARTIN legt Untersuchungen an *Microcebus* auf Madagaskar vor. Erstaunlich ist die weitgehende Übereinstimmung beider Arten in vieler Hinsicht (Territorial u- Sozial-Verhalten) bei diesen stammesgeschichtlich nicht sehr nahe stehenden Prosimiern. Beide Arbeiten enthalten eine Fülle von Angaben zur Methodik nächtlicher Freilandbeobachtungen, Markierung usw. *Galago demidovii* lebt im Buschwerk mit dichten Lianen. *Microcebus* im Bereich der dünnen Zweige und der dichten Belaubung ist vorwiegend insektivor, *Microcebus* frugi-insectivor. Die Galagos verbringen den Tag in kleinen Gruppen. Nachts gehen sie solitär auf Nahrungssuche. Die Jungen werden abgelegt. In einem Lebensraum von etwa 8000 qm lebt eine Gruppe von Weibchen und einige wenige zentrale Männchen. Jüngere Männchen leben in den Grenzzonen um einen derartigen Kern. Nur die zentralen Männchen haben soziale Beziehungen zu den Weibchen und ihren Jungen. Auch die Mausmakis bilden Sozialverbände mit einem Kern und wenigen Männchen (1:4). Der Beitrag enthält wichtige Angaben über Lokomotion, Neststruktur und Fortpflanzungsbiologie.

D. STARCK, Frankfurt a. M.

C 22209 F

ZEITSCHRIFT FÜR SÄUGETIERKUNDE

ORGAN DER DEUTSCHEN GESELLSCHAFT FÜR SÄUGETIERKUNDE

38. BAND · HEFT 5

Oktober 1973





VERLAG PAUL PAREY · HAMBURG UND BERLIN

Inhalt

This journal is covered by Biosciences Information Service of Biological Abstracts, by Current Contents (Series Agriculture, Biology and Environmental Sciences) of Institute for Scientific Information.

Die „Zeitschrift für Säugetierkunde" veröffentlicht Originalarbeiten aus dem Gesamtgebiet der Säugetierkunde, ferner Einzel- und Sammelreferate, Besprechungen der wichtigsten internationalen Literatur, kleine Mitteilungen und die Bekanntmachungen der „Deutschen Gesellschaft für Säugetierkunde", deren alleiniges Organ sie gleichzeitig ist. Die Veröffentlichungen erfolgen in deutscher, englischer oder französischer Originalfassung mit Zusammenfassung in mindestens zwei Sprachen.

Herausgeberschaft und Schriftleitung: Manuskriptsendungen sind zu richten an die Schriftleitung, z. Hd. Herrn Prof. Dr. Manfred Röhrs, Institut für Zoologie der Tierärztlichen Hochschule, 3000 Hannover, Bischofsholer Damm 15. Korrekturfahnen bitten wir z. Hd. Herrn Prof. Dr. Harald Schliemann, Zoologisches Institut und Zoologisches Museum der Universität, 2000 Hamburg 13, Papendamm 3, zurückzusenden.

Manuskripte: Es wird gebeten, die Manuskripte möglichst mit Schreibmaschine und nur einseitig zu beschreiben. Photographische Abbildungsvorlagen müssen so beschaffen sein, daß sie eine kontrastreiche Wiedergabe ermöglichen. Von der Beigabe umfangreicher Tabellen soll abgesehen werden. Alle dem Manuskript beiliegenden Unterlagen wie Photographien, Zeichnungen, Tabellen sollen auf der Rückseite mit dem Namen des Verfassers und dem Titel des Beitrages versehen sein. Bei Abbildungen aus bereits erfolgten Veröffentlichungen ist eine genaue Quellenangabe erforderlich. Jeder Originalarbeit ist eine Zusammenfassung der wichtigsten Ergebnisse von wenigen Zeilen in deutscher und englischer Sprache sowie eine englische Übersetzung des Titels anzufügen. Mit der Annahme des Manuskriptes erwirbt der Verlag das ausschließliche Verlagsrecht, und zwar auch für etwaige spätere Vervielfältigungen durch Nachdruck oder durch andere Verfahren wie Photokopie, Mikrokopie, Xerographie, Speicherung in Datenverarbeitungsanlagen u. a. Der Verlag ist berechtigt, das Vervielfältigungsrecht an Dritte zu vergeben und die Lizenzgebühren im Namen des Verfassers geltend zu machen und nach Maßgabe des zwischen der Inkassostelle für urheberrechtliche Vervielfältigungsgebühren und dem Bundesverband der Deutschen Industrie abgeschlossenen Gesamtvertrages vom 15. 7. 1970 zu behandeln.

Sonderdrucke: An Stelle einer Unkostenvergütung erhalten die Verfasser von Originalbeiträgen und Sammelreferaten 50 unberechnete Sonderdrucke. Mehrbedarf steht gegen Berechnung zur Verfügung, jedoch muß die Bestellung spätestens mit der Rücksendung der Korrekturfahnen erfolgen.

Erscheinungsweise und Bezugspreis: Die Zeitschrift erscheint alle 2 Monate; 6 Hefte bilden einen Band; jedes Heft umfaßt 4 Druckbogen. Der Abonnementspreis beträgt je Band 115,— DM zuzügl. amtl. Postgebühren. Das Abonnement verpflichtet zur Abnahme eines ganzen Bandes. Es verlängert sich stillschweigend, wenn nicht unmittelbar nach Erhalt des letzten Heftes eines Bandes Abbestellung erfolgt. Einzelbezugspreis der Hefte: 21,— DM. Die Preise verstehen sich im Inland einschließlich Mehrwertsteuer. Die Zeitschrift kann bei jeder Buchhandlung oder beim Verlag Paul Parey, Hamburg 1, Spitalerstraße 12, bestellt werden.
Die Mitglieder der „Deutschen Gesellschaft für Säugetierkunde" erhalten die Zeitschrift unberechnet im Rahmen des Mitgliedsbeitrages.

Z. Säugetierkunde 38 (1973), H. 5, S. 257—320
ASTM-Coden: ZSAEA7 38 (5) 257—320 (1973)

The postnatal development of the white-toothed Shrew *Crocidura russula monacha* in captivity

By S. Hellwing

Department of Zoology, Tel-Aviv University, Tel-Aviv

Receipt of Ms. 26. 2. 1973

Introduction

Relatively little information is available on the growth and development of the neonatus for most of the families in the order Insectivora, including the Soricidae. There are scattered references to the development of the newborn by Gould and Eisenberg (1966) for some Tenrecidae, Herter (1957) for Erinaceidae, and Brown (1964) for Macroscelididae. For the family Soricidae there are observations on postnatal development in *Sorex araneus, S. minutus* and *Neomys fodiens* (Crowcroft 1957), in *Crocidura leucodon* (Frank 1954; Herter 1957), in *C. russula* and in *C. leucodon* (Buttler 1953), in *C. bicolor* (Ansell 1964), in *C. hirta* (Meester 1963) and in *C. russula pulchra* (Fons 1972).

The most comprehensive accounts concerning the development after birth in laboratory conditions on captive-born insectivores are those of Martin (1968) for *Tupaia belangeri,* Conaway (1958) for *Cryptotis parva,* Dryden (1968) for *Suncus murinus,* Hanzak (1966) and Vlasak (1972) for *Crocidura suaveolens,* and Vogel (1970) for *Suncus etruscus.*

There is no previous record on growth and development of *Crocidura russula monacha,* a shrew widely distributed in Israel (Harrison 1964). This shrew adapts well to captivity and reproduces successfully. Therefore, observations on growth and development in *Crocidura russula monacha* can add basic information for comparative studies of postnatal growth and development in mammals. Certain data on daily development of known-age shrews may also be used as a standard indicator for estimating the age of young shrews caught in the field.

Materials and methods

The shrews used in this study were all born in captivity in the Research Zoo of the Tel-Aviv University. Maintenance of the colony and basic data on reproduction of *C. russula monacha* were described earlier (Hellwing 1970, 1971). Nests were checked daily in the morning for newborn. Young born the previous afternoon and/or night, were aged as day one. Young which were found sometimes a day or more after the last check-up (there was no nest-checking on Saturdays or holidays) were aged approximately by using the body weight and the color of the skin. New-born shrews were handled mostly with delicate forceps. They were removed daily from the maternal nest, weighed on an electric balance, type Mettler (to 0.1 g.), measured with callipers (to 0.1 mm) and usually examined until day 24 (end of the weaning period).

Daily weight gain was studied on a total of 902 weight records, and body growth on 1158 standard linear measurements (body, tail, hind foot and ear length). Before measuring, the shrews were lightly anaesthetized with ether. Measurements and weights were used only from healthy, normal-looking shrews of known age, regardless of the number born in

Z. Säugetierkunde 38 (1973) 257—270

ASTM-Coden: ZSAEA 7

the litter. The sexes are not described separately since there is no striking sexual dimorphism in the very young shrew. Daily development, such as movement, opening of the eyes and ears, eruption of teeth, etc., was photographed and/or filmed. The analysis of the protein content in the maternal milk was performed using the method of Lowry et al. (1951). Sound emission of the young was recorded using a taperecorder Akai X—V.

Results

A. Characteristics of newborn young

Body Weight: Thirty-nine shrews at day one weighed an average of 0.8 g (range 0.5 to 1.1 g) including the milk in the stomach. The initial body weight of *C. russula monacha* at birth is variable and depends apparently on two factors: the quantity of milk present in the stomach (at weighing) and the litter size. Individuals of a low body weight are found in large litters (4—5 young), while those in small litters are heavier: in litters with two young, the mean body weight is c. 1 g in contrast with the mean body weight of 0.78 g in litters with four young, as based on 26 litters.

Generally in *C. russula monacha,* the mean body weight of the newborn represents c. 10 % of the body weight of the adult animal (8.5 g).

Body length: Body length of newborn *C. russula monacha* ranges from 2.4 to 3.1 mm with an average of 2.7 mm. Mean tail length is 0.86 mm, mean hind foot length is 0.47 mm and mean ear length is 0.30 mm. A striking disproportion between the small body and the huge dimensions of the head and its long rostrum is remarkable in the neonatus.

Integument: Immediately or several hours (8—12) after birth, the skin of the newborn is not yet pigmented. It is thin, nearly translucent and appears reddish-pink in color. Twenty-four hours later the reddish color begins to fade to a pale pink, especially on the back. The skin is loose, wrinkled and only a few short colorless guard hairs are dispersed on the tail and the dorsal part of the body. The vibrissae on the snout are long (2—5 mm) and colorless, and only the hair bulbs appear dark red because of the rich blood supply in this part of the body. The thin skin of the belly is hairless and the stomach, distended with milk, is visible as a yellowish-white patch through the bare skin of the abdominal wall (Plate I, photo 1). Some other internal organs, such as the liver and intestines, are also visible. The surface of the dorsal part of the skull, the large superficial blood vessels and the vertebrae of the tail, are visible through the skin. White, well-developed claws are present at birth.

Fused and closed organs: The skin between digits II, III, IV and V is fused proximally about half the length of the digits. The lips of the mouth are sealed about two-thirds from each corner, leaving free only a small medial opening large enough to introduce the mother's nipple. The urodeal lips of the cloaca are sealed. The eyes are closed; only a black point (iris) is visible through the skin. The ears are closed and the thick folds of the external ear are closely applied to the lateral parts of the head (Plate I, photos 2, 3).

There are three pairs of nipple sites in the newborn female, which are difficult to detect on the first day. The glans penis is not yet visible. The umbilicus is relatively short (Plate I, photo 2) and its dark-green color contrasts with the pink color of the ventrum.

Behaviour and activity: On the first day suckling is relatively strong; the young are already able to nurse. A certain muscular co-ordination exists; when overturned the newborn usually rolls its body until it reaches a normal position and when touched it tries to crawl away. Sometimes the newborn are even able to raise

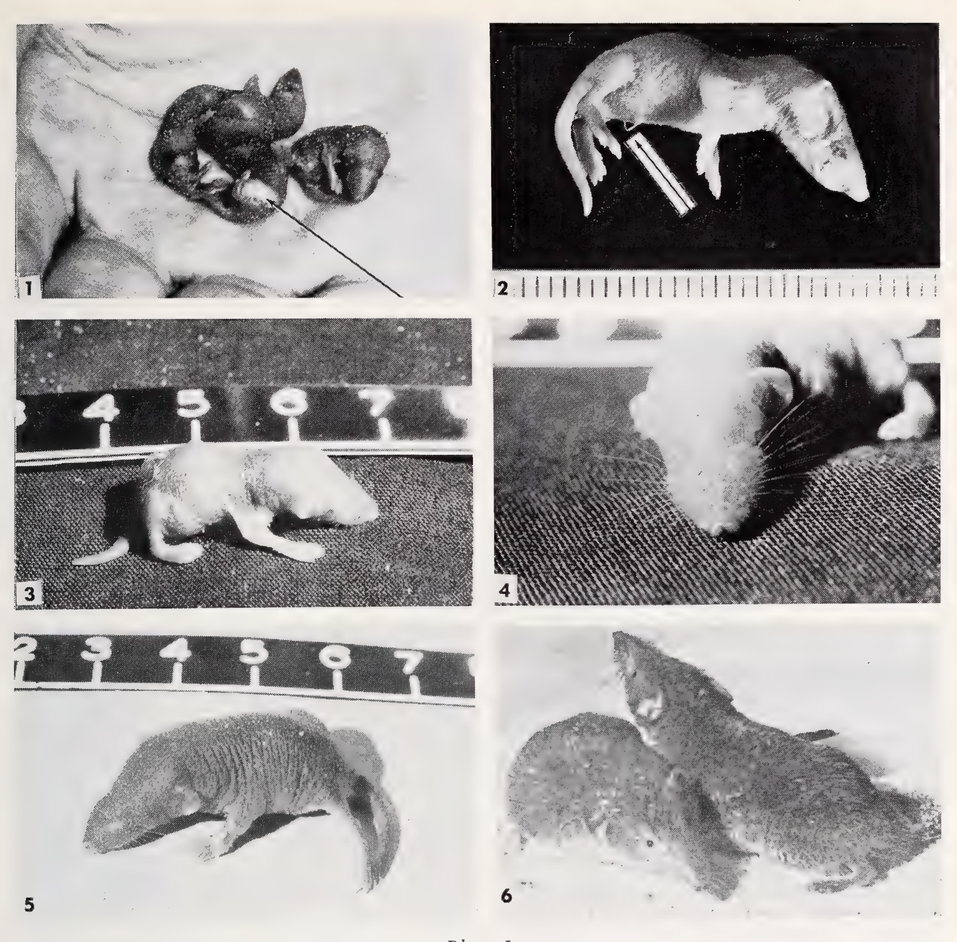


Plate I

Photo 1. The newborn *Crocidura russula monacha.* Note the distended stomach with milk (arrow) — *Photo 2.* Young *C. russula monacha,* age 1 day. Note the rest of the umbilicus (arrow) — *Photos 3 and 4.* Young *C. russula monacha* at 2 days of age. Note the loose skin and the long colorless vibrissae — *Photo 5.* Young *C. russula monacha,* age 4 days. Note the dark-gray pigmentation of the skin and the bicolored hind feet — *Photo 6.* Two young *C. russula monacha* 3 days after weaning (27 days of age)

the head from the floor for a short period of time. But generally, they lie in the nest making little movement. When the mother leaves the nest, the young emit weak chirping or twittering sounds.

B. The development during lactational period

The skin: During days two and three the skin is less translucent and the onset of dermal pigmentation becomes obvious, as hair pigments begin to concentrate under the skin. A typical medium-gray or dark-blue pigmentation appears on the hind limbs and tail, but it is especially visible on the skin of the dorsum (Plate I, photo 5). The ventral part of the body is still pink. The sites of the lateral scent glands are visible as light colored, oval, hairless spots. The facial vibrissae on the muzzle are longer, but are still colorless. At 4 to 7 days the skin of the dorsum, the middle

part of the muzzle, tail and hind limbs are dark-gray, sometimes nearly as black as graphite, and the first long hairs of the underfur are visible. The belly is still pink, but with a slight tendency to a darker (gray) pigmentation. Some colorless hairs appear on the ventral part of the body.

The limbs, especially the hind feet, appear clearly bi-colored: the outer side of the foot is darker and covered by short (1.2—2.0 mm) gray hairs. By days 8 to 10, short dense hairs are visible and the dorsum becomes furred (dark-gray, nearly black). The skin of the ventral part presents a darker pigmentation, but always remains lighter than the dorsum. The underfur of the belly develops, but is relatively shorter and sparser. The tail, the hind and forefeet are well haired. The facial vibrissae are longer (c. 15 mm) and darker in color, especially at the base.

From days 11 to 15 a short, gray fur completely covers the body: the pelage on the dorsum is soft, velvet-like and dark-gray; the hairs of the ventrum are shorter and usually a lighter gray in color than the dorsum. The gray, bare bases of the nipples in females are in contrast to the fur of the belly. The vibrissae measure c. 15—20 mm and are generally colorless at the tip (Fig. 1).



Fig. 1. A two-week old *Crocidura russula monacha* (original drawing by W. Ferguson)

From days 15 to 24 the pelage becomes denser and reaches its maximum length. At the end of the weaning period (24 days) juvenile males and females have a uniform, dark-gray coat, slightly lighter on the ventrum (Plate I, photo 6). The bases of the nipples in the females are already covered with the growing fur.

Eyes: The eyes open approximately 10 days after birth, but in 25 % of the shrews which were observed, eyes began to open slightly earlier. By days 7, 8 and especially 9, a narrow slit in the eyelids is visible, indicating the onset of eye opening. In some shrews, only one eye opens at first, the second one opening the following day, or even later. At the end of the 10th day, the process of eye opening is completed.

Ears: From days 5 to 7 the folds of the external ear become gradually free from the head skin and their margins are covered by short, fine, dark-gray hairs. On days 7 to 10 the external ear meatus gradually enlarges and the hairs on the ear notch are longer and darker. From days 10 to 12 onwards, the ear resembles that of an adult animal (Plate II, photos 11, 12).

Mouth and teeth: Until day 3 or 4, the mouth remains sealed at each corner. From day 4 the lips begin to separate and the mouth gradually enlarges. On day 5 or 6 the mouth was completely open in almost all shrews under observation. At that time no teeth are visible. The palatine ridges are very prominent. On day 6 or 7 some teeth are already definitely formed, but are visible only through the gums, permiting the determination of teeth position. On days 8 to 9 the upper and lower premolars and the first upper incisors erupt (Plate II, photo 10). On days 11 to 12 the first and second upper molars erupt. Eruption of the lower incisor and the lower molariform teeth takes place a day or two later. By days 13 to 14 most of the teeth have erupted. Among the last teeth to appear are the canines (third unicuspid) and the third upper and lower molars. From the age of 15 days, the entire dentition has erupted through the gums and the process of dentition development is accomplished.

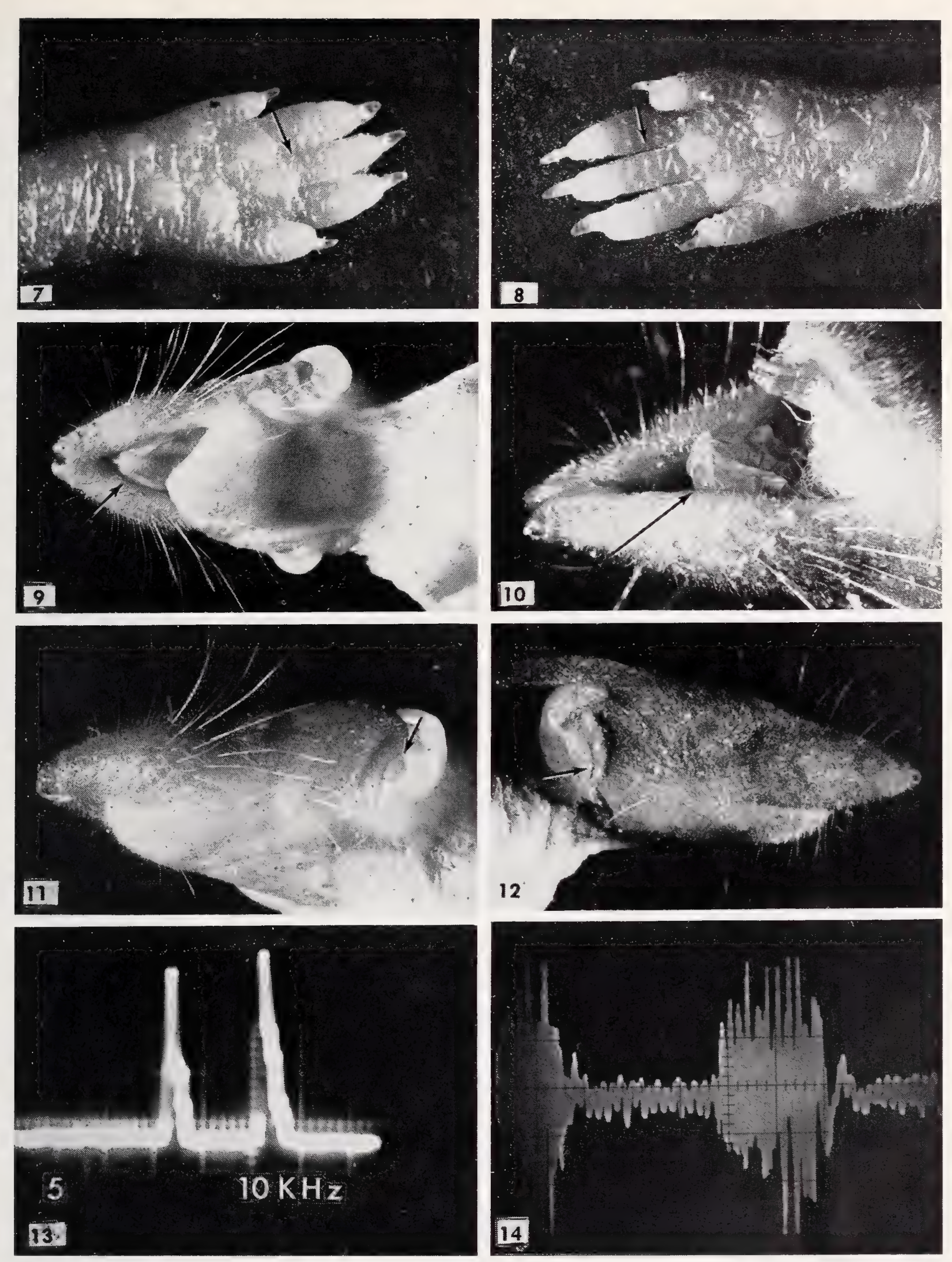


Plate II

Photo 7. C. russula monacha at 4 days of age. The fingers are fused — *Photo 8. C. russula monacha* at 8 days of age. The fingers are free — *Photo 9. C. russula monacha* at 4 days of age. Ventral view of the mouth; note absence of teeth — *Photo 10. C. russula monacha* at 8 days of age. The teeth begin to erupt — *Photo 11. C. russula monacha* at 4 days of age. The ears are entirely closed — *Photo 12. C. russula monacha* at 8 days of age. A slit-like aperture appears in the external ear — *Photo 13.* Oscillograme of sounds emitted by a young *C. russula monacha* at 2 days of age — *Photo 14.* Oscillograme of sounds emitted by a young *C. russula monacha* at 4 days of age

Digits: The toes begin to separate gradually by day 4 or 5. On day 8 or 9 the digits of the hind feet and fore feet are entirely free (Plate II, photos 7, 8).

Cloaca: The labia of the cloaca separate from the third day onwards. On the sixth day the glans penis becomes visible when the perineal region is pressed in an anter-posterior direction.

A summary of some developmental events in *C. russula monacha* are represented in Fig. 2.

Activity, sounds: Shortly after birth the shrews move only a little in the nest; after 2 to 3 days they attempt to crawl on their bellies. Long before ears and eyes were open, the young shrews were observed to move quickly in the nest. When resting, they usually lie crowded one upon the other, licking and sniffing each other. By days 7 to 10 the shrews can already walk, jump and climb. From day 10 onwards the young appear to be independent of the nest. They leave it temporarily and walk around, exploring the cage.

From day 14 onwards, activity in the cage is more intense: the young shrews run around the cage, then stop suddenly and try to stand erect for a few seconds on the hind feet, sniffing rapidly with the muzzle and testing the air. They climb on the ceiling of the cage, jump down and feed partially on solid food. The fore feet are used for cleaning the body and grooming. When touched, they become very excited and react by biting. Rarely does fighting between two youngsters occur. Caravan formation was observed from day 6, when eyes and ears were closed and teeth were visible through the gums. Caravanning was seen until days 20 to 22. Audible and inaudible (ultrasonic) sounds are emitted by the young during the whole lactation period, especially when the mother leaves the nest or when the young are touched or displaced. Plate II, photos 13, 14 show the oscillograms of sounds emitted by young of age 2 and 4 days when they were removed from their mother und touched with forceps. When the young grow older (22 days) sound emission becomes less common.

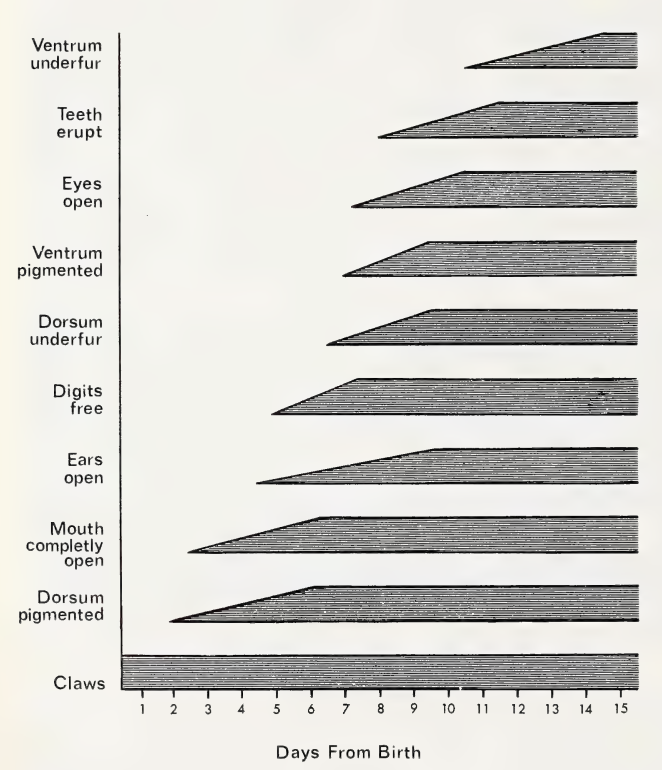


Fig. 2. Developmental events of captive-born *C. russula monacha.* The pointed part of the column represents the day the character appeared; the full column marks the day when the character was observed in all shrews

Suckling generally lasts about 22 to 24 days. On day 13 or 14, however, infant shrews have already started to feed partially on solid food.

Body weight development: C. russula monacha gain body weight very

Fig. 3. Weight gain of *C. russula monacha* — during the nest phase (males and females). Open circles represent mean weight and vertical bars range

rapidly during the first days. On the third day the initial mean body weight increased twofold (from 0.8 to 1.63 g). Fig. 3 represents the growth curves of the body weight in *C. russula monacha.* The specific growth rate is presented in Fig. 4. The highest growth rate was recorded in the first 2 to 3 days of life; then the growth curve



Fig. 4. The specific growth rate (in %) in *C. russula monacha* from birth to weaning

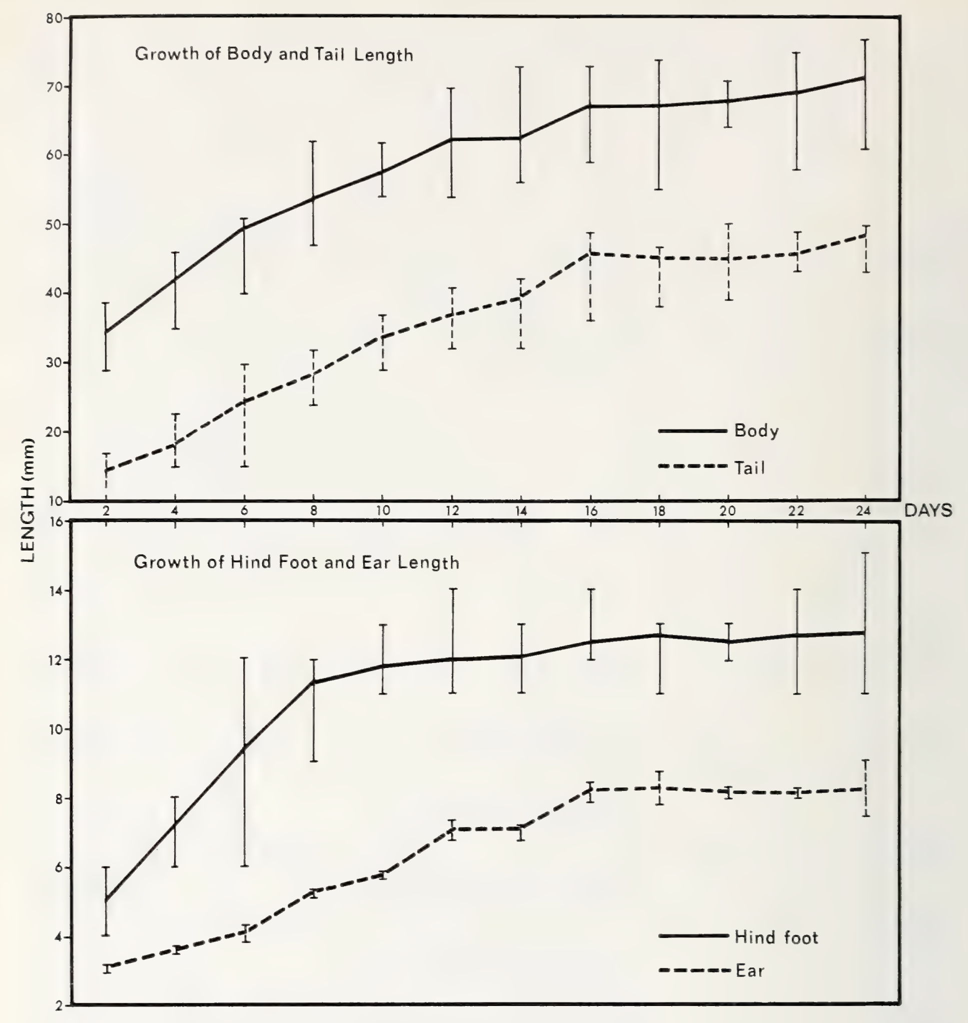


Fig. 5. The growth of the body, tail, hind foot and ear lengths in captive-born *C. russula monacha.* Horizontal line represents mean, vertical bar range

declines to a minimal point on day 13 (when the shrews begin partially to feed on solid food). On this day, the rate of increase is zero. Afterwards, the growth rate of the body weight rises again but never reaches the peak established in the first 3 days of life. Just prior to weaning, the total mass of a mean litter (3) is approximately three times that of the mother's own body weight. At birth the modal litter size (4) represents a total weight of 3.0—3.2 g, which constitutes c. 37.5 % of the adult's body weight.

Body length development: The body length prior to weaning increases less rapidly than the body weight. While body weight increases ninefold, the body length only increases 2.2 fold (from 2.7 mm at birth to 6.6 mm at weaning). The length of the ear and the length of the hind feet increase 2.6 and 2.5 fold respectively at weaning. The tail is the only part of the body which grows faster. Three days after birth the tail has doubled its initial length. By weaning, the tail length has increased 4.6 fold (see Fig. 5 and Table 1).

Table 1

The increase of the body weight and body lengths in *C. russula monacha* from birth to weaning

(averages)

body character	N	at birth	at weaning	increase x fold
body weight	902	0.8 g	7.2 g	9.0 fold
body length	311	29.0 mm	66.1 mm	2.2 fold
tail length	292	9.3 mm	43.4 mm	4.6 fold
hind foot length	292	5.0 mm	12.5 mm	2.5 fold
ear length	263	3 1 mm	8.3 mm	2.6 fold

Protein content of milk: A rapid body growth indicates a high protein content in the milk suckled by the young (BEN SHAUL 1962; BERNHART 1961). Using a syringe, shrew milk was extracted from the stomach of young shrews immediately after suckling and found to contain 10% protein. This relatively high protein content in the milk of *C. russula monacha* (cow milk has a protein content of 4%) can partially explain the rapid growth of the nestlings in our shrew colony.

Development of the gonads and accessory glands: The male — In the first days of life the testes are minute, white or yellowish-white in color. The seminiferous tubules are not visible through the tunica albuginea. The diameter ranges from 72—130 μ (M = 90 μ. The accessory glands are minute, almost transparent. At 8 to 10 days a characteristic pigmentation correlated with the process of steroidogenesis appears in the testes; they are light green in color and the seminiferous tubules become gradually visible through the tunica. At 10 days the diameter of the tubules varies from 130—160 μ (M = 135 μ. At 30 days the diameter already ranges between 170—240 μ (M = 200 μ). In adult males the seminiferous tubules measure only 200—260 μ (M = 235 μ), i. e. at the age of 1 to 1½ months, the seminiferous tubules apparently stop growing (see Fig. 6) and this period coincides with the age of sexual maturation.

The female — In the newborn female the ovary is minute, flat and solid, filled with germ cells and stroma. The mean diameter of the largest follicle is about 46.0 μ. At 18 to 20 days follicle development has progressed; besides small and medium-sized follicles, larger follicles with diameters ranging from 198—298 μ (M = 265.8 μ) appear in the ovary. No larger follicle diameters are found in the adult female prior to copulation.

Development after weaning: At weaning (24 days) the males are heavier than the females. The mean body weight of the male is 7.3 g, in contrast to 6.8 g in the female (see Fig. 7). This indicates a clear sexual dimorphism as expressed in body weight. After weaning the male and female continue to gain weight, but this increase is very small. Shrews attain nearly adult proportions a short time after weaning. Only the juvenile fur, a uniform dark-gray coat, distinguishes them from the adult animal.

Conclusions and Discussion

Crocidura russula monacha is a typical nidicolous mammal: it is born entirely naked with sealed eyes and closed ears. The altricial state of development of the neonatus is rapidly compensated by an extremely rapid growth after birth. This rapid body

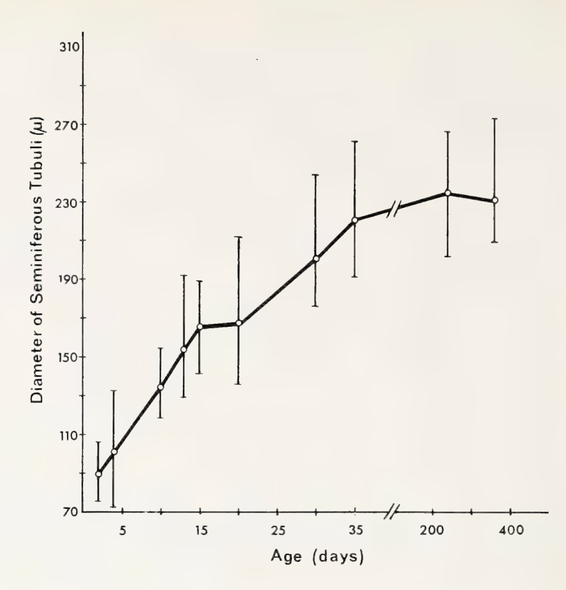


Fig. 6. The growth of the seminiferous tubules in the male *C. russula monacha* born in captivity. (Open circles represent mean, vertical bar range).

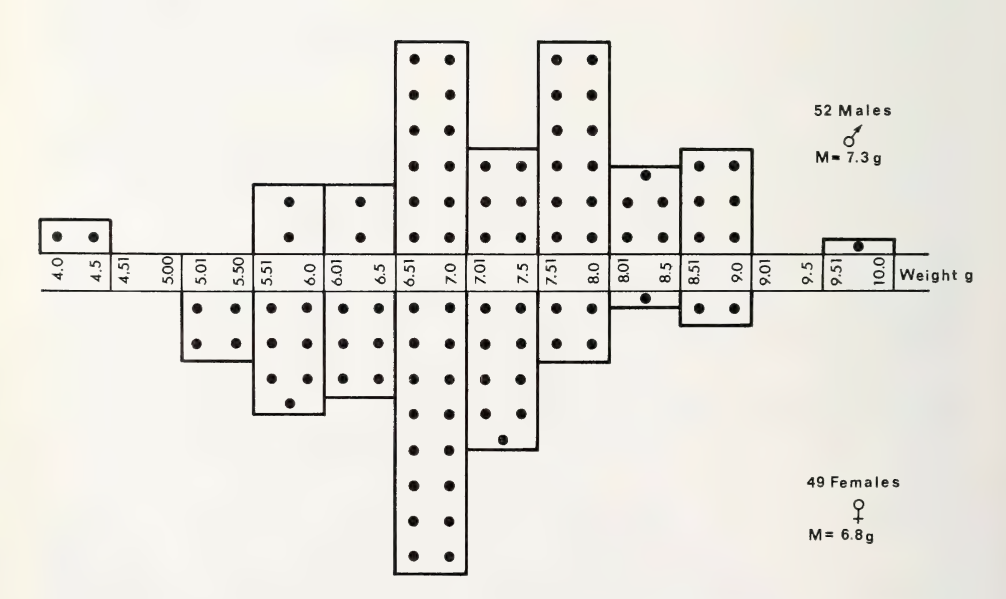


Fig. 7. The body weight in *C. russula monacha* (females and males) on day 24 of age (end of weaning).

growth in the nest is apparently correlated to the high protein content (10%) in the milk.

The development of *C. russula monacha* in captivity can be divided into three stages:

1. the nest phase (1–22 days)
2. the stabilization phase after weaning (22–45 days)
3. attainment of sexual maturity (from 45 days onvards).

During the nest phase general growth processes take place; eyes and ears open, teeth erupt, hair appears, the young suckle, perform caravanning, and emit characteristic sounds. At the middle of the lactation period, the young begin to feed partially on solid food.

During the stabilization phase shrews stop suckling and caravanning. Their emergence from the nest takes place, body growth is slowed up, and the main activity is climbing and burrowing; sexual behaviour is entirely absent.

By the age of 1½ to 2 months, sexual maturity is attained. At this age mature spermatozoa are found in the testis and epididymis. Large, healthy follicles are present in each ovary. Patterns of sexual behaviour develop gradually and mating activity begins. The first litters are delivered.

The time required for *C. russula monacha* to double the birth weight (T_2) is three days and sets a record for small nidicolous mammals, since generally in primitive nidicolous mammals this time is about 5 to 10 days (Martin 1968).

The most rapid weight gain in *C. russula monacha* can be observed from birth until day 12. Such rapid weight gain is characteristic of some other shrews, such as *Cryptotis parva* (Conaway 1958). In this species the maximum growth rate occurs between days 6 to 10. In *Suncus murinus* (Dryden 1968) the most rapid relative weight gain occurs also before day 10, for both males and females. In *Crocidura suaveolens* (Hanzak 1966) rapid weight gain occurs until day 11, or on day 10 (Vlasak 1972). Only in *Suncus etruscus* (Vogel 1970) is body weight gain obviously delayed, reaching its peak on day 19. From this day onwards, there is a slight tendency towards a decrease in the body weight.

The marked drop in body weight increase on day 13, observed in *C. russula monacha,* was also found in *C. suaveolens* on about the 10th day of age until about the 15th day (Vlasak 1972). While individuals of *S. murinus* continue to gain weight until approximately two months of age, *Crocidura russula monacha* appear to reach adult body weight after the first month of life and resemble from this point of view *Cryptotis parva* (Conaway 1958).

The ages at which eyes open, teeth erupt, fur appears, are more or less similar to the ages established for other shrews of the subfamily Crocidurinae (see Table 2.) The only exception is *Suncus etruscus.* In this shrew the eyes open relatively late (14 to 16 days) and teeth erupt even later (15 to 19 days). Therefore, it appears that the major changes in *Suncus etruscus,* during neonatal development, present a clear delay (heterochronism) when compared with other Crocidurinae so far studied and in which the gestation period is more or less similar: 27½ to 28 days.

In *C. russula monacha, C. suaveolens* and *Suncus murinus* the eyes open very early (9 to 10 days of age). The age at which eyes open in most of the white-toothed shrews – Crocidurinae – coincides with the age at which the eyes of several Tenrecidae open (Gould and Eisenberg 1966; Dryden 1968) (see Table 3).

In the subfamily Soricinae postnatal development is generally much slower when compared with the Crocidurinae, and this is apparently related to the most altricial (primitive) state of embryonic development known so far in the Eutheria (Vogel 1970). In *Sorex araneus,* for instance, the eyes open late, only in the third week of life, and self-supporting life (independent feeding) beginns on day 22.

Table 2

Comparable dat on postnatal development in some Crocidurinae

character	*Crocidura russula monacha* Hellwing	*Crocidura suaveolens* (Hanzak 1966)[1]	*Crocidura leucodon* (Frank 1954)	*Crocidura bicolor* (Ansell 1964)	*Suncus murinus* (Dryden 1968)	*Suncus etruscus* (Vogel 1970)
dorsal fur	10—11 days	9 days	10 days	6—7 days	8 days	8 days
eyes open	7—10 days	10 days	12—14 days	10 days	7—10 days	14—16 days
ears open	8—10 days	9 days	—	8 days	5—9 days	10 days
teeth erupt	8—15 days	—	—	11 days	♂ 10.7 days ♀ 8.7 days	15—19 days
caravanning	6—22 days	8—20 days	8—18 days	7 days	begins on day 9	10—16 days
independent feeding	13 days	15 days	18 days	14 days	19—20 days	20—21 days

[1] Names in parenthesis refer to authors from literature.

Caravan formation, a behaviour characteristic of the Crocidurinae only, begins to develop in C. *russula monacha* at the age of 6 or 7 days, as in *C. bicolor* in Africa (Ansell 1964), or *C. suaveolens* in Europe (Vlasak 1972). It appears latest in *S. etruscus* — 10 to 16 days (Vogel 1970). Caravanning begins before eyes open and this particular behaviour seems to be dependent on hearing (Dryden 1968), as it develops simultaneously with the opening of the auditory meatus. However, it does not seem to be dependent on vision, a stated by Hanzak (1966). According to Vlasak (1972) caravan forming in the young shrews is most probably connected with smell and later by touch, audition and vision.

Weaning in *C. russula monacha* occurs between the second and the third week of life, as in *Suncus murinus* (Dryden 1968), *Suncus etruscus* (Vogel 1970), *Crocidura bicolor* (Ansell 1969) and *C. suaveolens* (Hanzak 1966; Vlasak 1972), and conforms with the weaning period in some of the Soricinae, *Sorex araneus* and *Cryptotis parva.* It can be concluded that, in the whole subfamily Crocidurinae, the postnatal development is fairly identical in its main character.

Postnatal development in *C. russala monacha* is also comparable to growth and development in some representatives of the Tupaiidae, considered as advanced Insectivora. Both *T. belangeri* and *C. russala* grow extremely rapidly during the nestphase and the protein content of the milk is high (10.4 % resp. 10.0 %). According to Martin (1968), a rapid growth rate is typical of nidicolous mammals with primitive mammalian characters, in contrast to the nidifugous type of mammals presenting rather a slow growth rate.

Portmann (1965) has shown that the nidifugous form in mammals is to be derived from a primitive nidicolous stage of embryonic development. Accepting this general conclusion, and since most of the Insectivora (including Soricidae)

Table 3

Age — when the eyes open, in 2 groups of insectivores

authors	Tenrecidae	Crocidurinae	authors
Gould and Eisenberg (1966)	*Hemicentetes* 8—10 days	1. *Suncus murinus* 7—10 days	Dryden (1968)
	Echinops 7— 9 days	2. *Crocidura russula monacha* 7—10 days	Hellwing
	Setifer 13 days	3. *C. suaveolens* 7— 9 days	Vlasak (1972)
		4. *C. suaveolens* 9—10 days	Hanzak (1966)
		5. *C. leucodon* 12—14 days	Frank (1954)

present the nidicolous type of offspring, one can speculate about the origin of recent Placentalia. They appear to derive from nidicolous ancestors with a postnatal development similar to that found also in the recent shrews.

Summary

Data on the postnatal development were obtained from 745 litters of *Crocidura russula monacha* born in captivity.

C. russula monacha are born as nidicolous young and grow very rapidly in the nest. The average body weight on the day of birth is 0.8 g. The time required for doubling the initial body weight is 3 days. The most rapid weight gain is observed from birth until day 12. By weaning (22 to 24 days) the body weight has increased 9 fold and the body length 2.2 fold. The rapid postnatal growth is correlated probably with a high protein content of the milk (10%). Eyes open at about 10 days and teeth have entirely erupted by day 15. A characteristic behaviour, the caravanning begins at the age of 6 days and lasts until weaning. Suckling was observed until days 22 to 24, but the young start to feed partially on solid food after the second week of life.

Zusammenfassung

Die postnatale Entwicklung der Spitzmaus Crocidura russula monacha in Gefangenschaft

Die Jugendentwicklung von *Crocidura russula monacha* unter Gefangenschaftsbedingungen wurde an Hand von 745 Würfen eingehend studiert. *C. russula monacha* wird als typischer Nesthocker geboren. Die Entwicklung im Nest vollzieht sich sehr schnell. Das durchschnittliche Körpergewicht am Tage der Geburt ist 0,8 Gramm. Um das ursprüngliche Geburtsgewicht zu verdoppeln, benötigt diese Spitzmaus nur drei Tage. Die schnellste Gewichtszunahme wird vom Tage der Geburt bis zum zwölften Lebenstag beobachtet. Am Ende der Entwöhnungsperiode (22. bis 24. Tag) ist das Körpergewicht um das Neunfache gestiegen. Die Körperlänge hat sich während dieser Zeitspanne mehr als verdoppelt (× 2,2). Die schnelle postnatale Entwicklung ist anscheinend durch den hohen Proteingehalt der Milch (10%) bedingt. Die Augen sind am 10. Tag völlig offen, und das Gebiß ist am 15. Tag vollkommen entwickelt.

Die Karawanenbildung beginnt im Alter von sechs Tagen und dauert bis zum Ende der Entwöhnungsperiode an. Die Jungtiere saugen bis zum Alter von 22 bis 24 Tagen, beginnen aber bereits, in der zweiten Lebenswoche sich teilweise selbständig zu ernähren.

Acknowledgements

I am indebted to Prof. E. Kochva for critical reading of the manuscript. I wish to express my gratitude to Mr. A. Shoob for the photographs, to Messrs. R. Kalef, S. Shafer and W. Ferguson for the drawings, and to Miss Maureen Penn for help in preparing the manuscript. I am particularly grateful to Uri Ehrenwald for help in the milk analysis.

References

ANSELL, W. F. H. (1964): Captivity behaviour and postnatal development of the shrew *Crocidura bicolor*. Proc. Zool. Soc. London **142,** 123—127.
BEN-SHAUL, D. M. (1962): The composition of the milk of wild animals. Int. Zoo. Year Book **4,** 333—342.
BERNHART, F. W. (1961): Correlation between growth rate of the suckling of various species and the percentage of total calories from protein in the milk. Nature **191,** 358—360.
BROWN, J. C. (1964): Observations on the elephant shrews (Macroscelididae) of Equatorial Africa. Proc. Zool. Soc. London **143,** 103—119.
BUTTLER, G. (1953): Ein Beitrag zur Sexualbiologie der Insectivoren unter besonderer Berücksichtigung der accessorischen Drüsen der Soriciden: *Crocidura leucodon* Herm. und *Crocidura russula* Herm. Ph. D. Dissertation, Braunschweig.
CONAWAY, C. H. (1958): Maintenance reproduction and growth of the least shrew in captivity. J. Mamm. **39,** 507—512.
CROWCROFT, P. (1957): The life of the shrew. London: Max Reinhardt.
DRYDEN, G. (1968): Growth and development of *Suncus murinus* in captivity on Guam. J. Mamm. **49,** 51—62.
FONS, R. (1972): La musaraigne musette — *Crocidura russula* (Hermann 1780). Science et Nature **112,** 23—28.
FRANK, F. (1954): Zur Jugendentwicklung der Feldspitzmaus *(Crocidura leucodon* Herm.). Bonner Zoologische Beiträge **3—4,** 173—178.
GOULD, E.; EISENBERG, J. F. (1966): Notes on the biology of the Tenrecidae. J. Mamm. **47,** 660—686.
HANZAK, J. (1966): Zur Jugendentwicklung der Gartenspitzmaus, *Crocidura suaveolens* (Pallas) 1821. Lynx **6,** 67—74.
HARRISON, D. L. (1964): The mammals of Arabia. London: Ernst. Benn. Ltd.
HELLWING, S. (1970): Reproduction in the white-toothed shrew, *Crocidura russula monacha* Thomas in captivity. Israel J. Zool. **19,** 177—178.
— (1971): Maintenance and reproduction in the white-toothed shrew. *Crocidura russula monacha* Thomas in captivity. Z. Säugetierkunde **36,** 103—113.
HERTER, K. (1957): Das Verhalten der Insektivoren. Handbuch der Zoologie **8,** 1—50.
MARTIN, R. D. (1968): Reproduction and ontogeny in tree shrews *(Tupaia belangeri)* with reference to their general behaviour and taxonomic relationships. Z. Tierpsych. **25,** 409 bis 532.
MEESTER, J. (1963): A systematic revision of the shrew genus *Crocidura* in Southern Africa. Transvaal Museum Memoir **13,** 1—127.
LOWRY, O. H.; ROSEROUGH, N. J.; FARR, A. L.; RANDALL, R. J. (1951): Protein measurement with the Folin Phenol reagent. J. Biol. Chem. **193,** 265—275.
PORTMANN, A. (1965): Über die Evolution der Tragzeit bei Säugetieren. Rev. Suisse de Zool. **72,** 658—666.
VLASKA, P. (1972): The biology of reproduction and postnatal development of *Crocidura suaveolens,* Pallas 1811, under laboratory conditions. Acta Univ. Carolinae-Biologica 1970, 242—292.
VOGEL, P. (1970): Biologische Beobachtungen an Etruskerspitzmäusen *(Suncus etruscus* Savi. 1832). Z. Säugetierkunde **35,** 173—185.

Author's address: Dr. S. HELLWING, Department of Zoology, Tel-Aviv University, 155 Herzl Street, Tel-Aviv, Israel

Zur Kenntnis der Igel (Erinaceidae) Afghanistans

Von J. NIETHAMMER[1]

Zoologisches Institut der Universität Bonn

Eingang des Ms. 6. 3. 1973

In Afghanistan leben zwei Igelarten: *Hemiechinus auritus* und *Paraechinus hypomelas.* 1969 suchte ich zu zeigen, daß *Hemiechinus megalotis,* eine weitere, von ELLERMAN und MORRISON-SCOTT (1951) für das Land aufgeführte Art, in Wahrheit nur eine Subspezies von *H. auritus* ist. Damals stand mir aber noch keine Population zur Verfügung, die zwischen *auritus* und *megalotis* vermittelt hätte. Bei einem Besuch im Frühjahr 1972 nach Seistan in Südwest-Afghanistan erhielt ich eine kleine Serie von 7 Ohrenigeln, die Merkmale nord- und südafghanischer *Hemiechinus* vereint und damit die Zusammenfassung beider Gruppen zu einer Art weiter stützt. Um die Größenvariation und Häufigkeit von *Hemiechinus* in Afghanistan besser zu beurteilen, war es zweckmäßig, Gewöllmaterial hinzuzuziehen. Weil Schädelfragmente von *Hemiechinus* und *Paraechinus* schwer gegeneinander abgrenzbar sind, ist es zuvor notwendig, die Verbreitung auch von *Paraechinus* in Afghanistan zu erörtern.

Paraechinus hypomelas — Brandts Igel

Material: 1 ♂, bei Shamkani, Paktia, 1700 m NN, 23. 7. 1964, tot auf der Straße gefunden. K + R 220; Schw 29; HF 36; Ohr 50. Schädel zertrümmert; P^3—M^3 12,6; P_2—M_3 13,8; M^1 4,4 × 4,6; M_1 4,6 × 3,1 (alle Maße in mm; Abkürzungen wie in Tab. 1, P^3—M^3 bzw. P_2—M_3 Abstände zwischen den Außenrändern der betreffenden Zähne, M^1 und M_1 Länge × Breite dieser Molaren wie in Tab. 3). Gebiß mäßig abgekaut. Herr Dr. C. NAUMANN schickte ein weiteres Tier, das er am 19. 4. 1972 bei Jaqubi nne Khost, 1100 m, gefangen hatte, lebend nach Bonn, wo es zwei Monate später gestohlen wurde. Photos, auch solche, die die charakteristischen Stachelwirbel auf der Stirn und die dunkle Färbung gut erkennen lassen, liegen jedoch vor.

Brandts Igel wurde erstmals durch Colonel SWINHOE im April 1881 in Kandahar gesammelt und von O. THOMAS 1918 als *P. amir* beschrieben. Die Mitglieder der Street-Expedition fanden 1965 zwei *Paraechinus* bei Jalalabad (HASSINGER 1968). Mit den fünf genannten Stücken erschöpfen sich die bisher bekannten Nachweise. Im Vergleich zu *Hemiechinus,* von dem HASSINGER mehr als 100 und ich über 50 Tiere sah, ist *Paraechinus* in Afghanistan offenbar selten. Die fünf Funde fallen in östliche und südöstliche Randgebiete und Höhenlagen bis zu 1700 m. Da Brandts Igel nach BOBRINSKIJ et al. aber auch im Nordwesten bis an die afghanische Grenze vorkommt und nach LAY im südlichen Iran festgestellt worden ist, darf man mit ihm zumindest auch in tiefgelegenen Teilen Südwest- und Nordwestafghanistans rechnen (Abb. 1).

Paraechinus und *Hemiechinus* schließen sich in Afghanistan wahrscheinlich weitgehend aus. So ist aus den Ostprovinzen Nangarhar und Paktia, aus denen vier der fünf *Paraechinus* stammen, *Hemiechinus* bisher nicht belegt. Auch im Iran (LAY 1967),

[1] Mit Unterstützung der deutschen Forschungsgemeinschaft.

Z. Säugetierkunde 38 (1973) 271—276

ASTM-Coden: ZSAEA 7

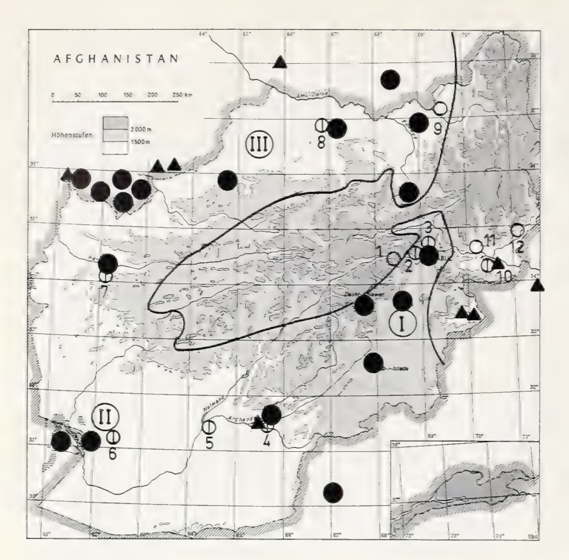


Abb. 1. Verbreitung der Igel in Afghanistan. Die römischen Zahlen beziehen sich auf die in Tab. 2, die arabischen auf die in Tab. 4 unterschiedenen Gebiete und Orte. Die ausgezogene Linie stellt die mutmaßliche Verbreitungsgrenze von *Hemiechinus* in Afghanistan dar. Zumindest im Hindukusch-Bereich ist sie noch sehr vage. Dreiecke: *Paraechinus hypomelas;* Kreise: *Hemiechinus auritus;* die kleineren, weißen Kreise markieren Fundstellen von Gewöllen, die Igel enthielten, wenn ein senkrechter Balken eingezeichnet ist.

in Arabien (Harrison 1964) und in den UdSSR (Ognev 1928; Bobrinskij et al. 1965) scheinen sich beide Arten geographisch weitgehend zu vertreten.

Zumindest die Tiere aus Paktia und das von Kandahar gehören der dunklen Farbphase an. Ihre Stachelspitzen sind über einen größeren Bereich schwarz als die von *Hemiechinus.*

Hemiechinus auritus — Ohrenigel

Neues Material: 5 ♂♂, 1 ♀ bei Seranj, Seistan, 800 m NN, 3. 4. 1972. Maße s. Tab. 1. Ein Jungtier, das lebend nach Bonn gelangte, ging dort durch Diebstahl verloren.

In Afghanistan sind alle Ohrenigel nördlich des Hindukusch weißbäuchig und etwas kleiner, alle südlich der Kette grau- bis schwarzbäuchig und zumindest im Osten größer. Die Igel von Seranj vermitteln nun geographisch zwischen den beiden, früher für verschiedene Arten gehaltenen Gruppen und vereinen eine hellgraue, also intermediäre Bauchfärbung mit der geringeren Größe der nördlichen Populationen (Tab. 2, 3, Abb. 3). In sich ist die Serie nicht nur in den Maßen (Tab. 1), sondern auch in der Färbung recht homogen.

Da Körper- und Molarengröße eng korreliert sind, die Zähne aber in ihrer Endgröße stets zur Verfügung stehen, habe ich für einen feiner abgestuften Größenvergleich der Populationen innerhalb Afghanistans die Längen und Breiten der ersten oberen und unteren Molaren verwendet. Gewöllmaterial wurde einbezogen, obwohl die Abtrennung gegenüber Paraechinus nicht immer sicher war, weil an allen diesen Fundstellen sicher bestimmbares Material (z. B. bei Gegenwart von Stacheln) stets von *Hemiechinus* stammte. Nur ein Igelrest in Gewöllen nördlich Jalalabad rührt wahrscheinlich von *Paraechinus.*

Bei diesem Zahnvergleich (Tab. 3, Abb. 2) ergab sich eine kontinuierliche Größenabnahme von Kabul über Kandahar und Seranj bis Herat, ein Anstieg von Herat bis Kundus. Es herrscht demnach ein ostwestlich gerichtetes Größengefälle, das sich mit einer nordsüdlich verlaufenden Bauchfarbenänderung kreuzt:

	westlich klein	östlich groß
nördlich Bauch weiß	klein + weiß	groß + weiß
südlich Bauch dunkel	klein + dunkel	groß + dunkel

Tabelle 1

Maße der Ohrenigel (*Hemiechinus auritus*) von Seranj/Seistan

(gesammelt am 3. 4. 1972)

Nr.	sex	K + R	Schw	HF	Ohr	Gew	Cbl	Zyg	C-M³	C-M₃	Skbr	Iob	Stacheln	
													Länge	Binden
1552	♂	210	32	37,5	43	430	50,9	29,3	18,1	18,0	23,4	12,6	24,7	6,55
1553	♂	215	30	37	46	400	52,6	29,2	19,6	19,3	23,1	11,9	22,9	6,55
1554	♀	180	24	34	45	360	48,6	28,6	18,3	18,8	23,8	11,8	21,5	6,15
1555	♂	205	26	39	44	560	53,8	30,9	18,6	18,2	22,1	12,3	25,6	6,45
1556	♂	185	29	37	42	370	51,3	29,0	18,6	18,7	22,1	12,3	20,5	6,35
1578	♂	—	—	—	—	475	49,1	29,0	17,9	18,0	22,9	11,9	22,6	5,85

Nr. 1554 hat wenig abgekaute Zähne und ist wahrscheinlich noch nicht voll erwachsen, alle übrigen Igel haben ein deutlich abgenutztes Gebiß. K + R = Kopfrumpflänge; Schw = Schwanzlänge; HF = Hinterfußlänge; Ohr = Ohrlänge; Gew = Gewicht in g; Cbl = Condylobasallänge; Zyg = zygomatische Breite; C-M³ = Abstand zwischen den Außenrändern von Eckzahn und M³; C-M₃ = dasselbe am Unterkiefer; Skbr = Schädelkapselbreite; Iob = Interorbitalbreite; Stacheln: Länge = mittlere Länge von 20 Stacheln etwas seitlich von der Hinterrückenmitte; Binden = mittlere Bindenzahl dieser Stacheln (eine schwarze Spitze stets mitgerechnet, auch wenn sie nicht zu erkennen war). Alle Längen in mm.

Tabelle 2

Kennzeichen verschiedener *Hemiechinus*-Populationen in Afghanistan

(Maße nur von Erwachsenen mit deutlich abgebautem Gebiß)

Population	Condylobasallänge					Stachellänge				Bindenzahl			
	Min	Max	$\bar{x}$	n	s	Min	Max	$\bar{x}$	n	Min	Max	$\bar{x}$	n
I Südosten	54,4	58,6	56,2	12	1,40	26,1	29,3	28,1	9	6,5	7,0	6,9	9
II Seranj	49,1	53,8	51,4	5	1,80	20,5	25,6	23,2	5	5,9	6,6	6,4	5
III Norden	49,8	54,3	51,9	7	1,68	24,1	25,6	25,0	6	5,0	6,3	5,8	6

I = typische *H. a. megalotis*, Kandahar bis Kabul; II = die Übergangspopulation; III = typische *H. auritus*, Herat bis Kundus. Die Differenzen der Condylobasallängen sind zwischen I und II ($t = 5{,}3$) und I und III ($t = 5{,}6$) signifikant, zwischen I und II ($t = 0{,}5$) jedoch nicht.

Tabelle 3

Zahnmaße afghanischer Ohrenigel *(Hemiechinus auritus)*

(zum Teil auf Grund von Gewöllmaterial)

Herkunft	M^1			M_1		
	Länge	Breite	n	Länge	Breite	n
Kabul und Umgebung	5,27	5,21	20	5,40	3,59	20
Ab-i-Istada	5,20	5,00	7	5,26	3,46	7
Kandahar und Kala Bust	4,98	4,93	6	5,05	3,33	6
Seranj und Umgebung	4,81	4,81	15	4,98	3,26	16
Herat	4,59	4,66	11	4,95	3,13	6
Kundus	5,07	5,08	8	5,10	3,45	9

Meßstrecken für den M^1 s. Abb. 2, für den M_1 Länge an der lingualen Seite, Breite in Höhe der beiden caudalen Spitzen. Für den M^1 sind die Größenänderungen in Abb. 2 dargestellt.

Die Größe ändert sich gleitend, nicht prunghaft. Die geographische Verteilung, Kreuzung und allmähliche Änderung der Merkmale in Afghanistan sind aber Indizien für einen Artzusammenhang aller dortigen Ohrenigel. Ich halte es nunmehr für hinlänglich geichert, daß in Afghanistan nur eine Art, *H. auritus,* vorkommt.

Lebensweise: Die Igel bei Seranj stammen von den mit einem harten Gras bewachsenen Böschungen an Wassergräben und aus einem Tamariskenwäldchen zwischen dem Fluß Hilmend und Kulturland. Zwei von ihnen traf ich bei Dämmerung und im Dunkeln an solchen Böschungen, zwei weitere fand ich bei Tage schlafend in etwa 20 cm tiefen Höhlungen unter dem Wurzelwerk der Grasbüschel, zwei wurden mir von Jungen aus ihrem Tagesversteck im Tamariskenwäldchen gebracht, einer fing sich in einer Rattenfalle am Rande dieses Gestrüpps, in dem ich zwei weitere, offenbar von Schakalen ausgefressene Rückenhäute fand.

Ein Jungigel verschwand in der Daschd-i-Nawur (3000 m NN) am 8. 8. 1964 morgens in einem Eingang eines verlassenen Murmeltierbaues, aus dem er anschließend ausgegraben wurde. Im übrigen sind mir Ohrenigel stets nur nachts begegnet, besonders häufig am Ab-i-Istada (2000 m), wo ich im September 1966 bei einstündiger Nachtfahrt etwa 20 Igel sah. Dagegen trafen wir an der gleichen Stelle am 9. April 1972 keinen einzigen *Hemiechinus,* wahrscheinlich, weil ihre Winterruhe noch nicht beendet war.

Nahrung: Die Mägen von drei bei Seranj gefangenen Igeln enthielten fast ausschließlich Käferreste, und zwar mindestens 41, 55 und 57 Individuen. In der Haupt-

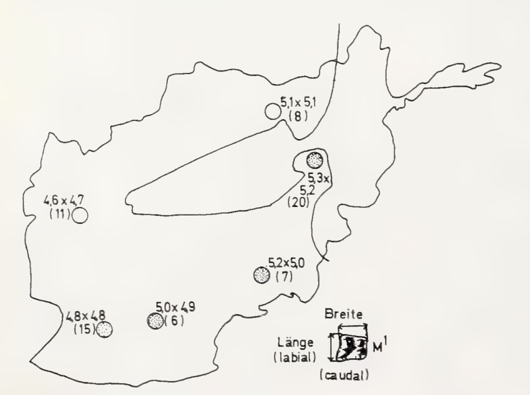


Abb. 2. Länge × Breite in mm des ersten, oberen Molaren (M^1) von *Hemiechinus* an verschiedenen Orten Afghanistans nach Tab. 3. In ( ) die zugrunde liegenden Individuenzahlen, die sich aus Sammlungs- und Gewöllschädeln zusammensetzen. Die M^1 waren in den Gewöllen verhältnismäßig selten erhalten, die Kieferhälften regelmäßig isoliert, weshalb hier rechte und linke Zähne einbezogen wurden. Die Kreise entsprechen in ihrer relativen Punktierungsdichte der Graufärbung der Bauchseite.

sache handelte es sich wohl um eine *Amphimallon*[2] ähnliche und eine an *Phyllopertha horticola* erinnernde Art, die beide zur Besuchszeit in großer Zahl schwärmten und von unserem jungen Ohrenigel sofort gefressen wurden. Die gut erhaltenen, häutigen Hinterflügel maßen bei der großen Art etwa 20 mm, bei der kleinen ungefähr 40 mm. Außerdem fanden sich vereinzelt Köpfe eines Rüsselkäfers (Curculionidae), Antennenstückchen vermutlich eines Bockkäfers (Cerambycidae) und zwei Flügel eines Netzflüglers (Neuroptera).

Fortpflanzung: Etwa die Hälfte der Anfang September bei Kundus (500 m NN) und am Ab-i-Istada (2000 m NN) gesammelten Igel waren halbwüchsig und sind vermutlich im Spätfrühling und Frühsommer des gleichen Jahres geboren. Von den 7 Igeln aus Seranj Anfang April war hingegen nur einer so klein, daß er im vergangenen Winter geworfen worden sein könnte. Die vier am 3. 4. gebalgten ♂♂ hatten etwa 20 mm lange Hoden, das ♀ zeigte einen erweiterten, aber nicht graviden Uterus. Folgende Zitzenzahlen notierte ich bei 6 ♀♀ und einem ♂ der dunkelbäuchigen Populationen, an denen sich diese Feststellung mit einiger Sicherheit treffen ließ:

4 × beidseitig 5
2 × einseitig 5, einseitig 6
1 × einseitig 5, einseitig 4

Wie bei *Erinaceus* (Firbas und Poduschka 1961) bilden also 5 Paare den normalen Satz, und ihre Anordnung ist die gleiche wie beim europäischen Igel. Bei abweichender Zahl gehört die zusätzliche oder fehlende Zitze in die Mitte, nicht ans Ende der Reihe.

Drei im Juli bei Kabul gesammelte ♀♀ waren säugend.

Verbreitung: Abgesehen von Paktia, Nuristan, dem hohen Hindukusch und dem Pamir dürfte *Hemiechinus auritus* in ganz Afghanistan in Höhen bis zu 2500 m recht häufig sein (Abb. 1). Der höchstgelegene, mir bekannte Fundplatz liegt bei 3000 m in der Daschd-i-Nawur. Zwar kann der Lebensraum recht arid sein, doch war die Häufigkeit in Gewässernähe und etwas üppiger Vegetation höher. Ein gutes Maß für die relative Häufigkeit ist der Anteil von Igeln in Uhufraßresten (Tab. 4).

Tabelle 4

Igel-Anteile in Uhugewöllresten an verschiedenen Orten in Afghanistan

(Nummern wie auf Abb. 1)

Herkunft der Gewölle	Anzahl Wirbeltiere	Anzahl Igel	Proz. Igel
1 Unai-Kotal, 2600 m	237	0	0
2 Paghman bei Kabul, 2600 m	76	8	10,5
2 Qargah-Stausee bei Kabul, 2000 m	201	5	2,5
2 um Kabul, 1800 m	331	12	3,6
3 Karisimir nördlich Kabul, 1800 m	445	24	5,4
4 bei Kandahar, 1000 m	60	3	5,0
5 bei Kala Bust, 1000 m	28	7	25,0
6 50 km östlich Seranj, 900 m	84	23	27,4
7 bei Herat, 1000 m	84	25	29,8
8 bei Balkh, 400 m	14	2	14
9 bei Imam Saheb, 400 m	31	0	0
10 bei Jalalabad, 600 m	274	1	0,4
11 bei Laghman, 900 m	86	0	0
12 Chiga Serail, 900 m	11	0	0

[2] Nach freundlicher Mitteilung von Herrn Konsul Dr. Frey, Tutzing, möglicherweise *Brahmina, Sophrops* oder *Amphimallon.*

Gerade angesichts der Häufigkeit von Igeln in manchen Gewöllserien erhält das Fehlen an anderer Stelle einiges Gewicht. Wie schon gesagt, handelt es sich bei dem einzigen Gewöllbeleg von Jalalabad wahrscheinlich um *Paraechinus*. Das Fehlen von Ohrenigeln in den Ostprovinzen Laghman, Nangarhar und Nuristan kann als recht gut gesichert gelten, weil hier außer mir auch die amerikanische Street-Expedition und tschechische Zoologen Säugetiere gesammelt haben, ohne *Hemiechinus* einwandfrei nachweisen zu können. Im übrigen bedarf die Grenze von *Hemiechinus* in Afghanistan noch sehr der Präzisierung.

Zusammenfassung

1. *Paraechinus hypomelas* ist für Afghanistan bisher in nur 5 Exemplaren belegt, die aus der Umgebung Kandahars, Jalalabads und aus Paktia stammen.

2. *Hemiechinus* aus dem südwestlichen Afghanistan (Seranj) vereinigt die graue Bauchfärbung südostafghanischer, früher als eigene Art angesehener Ohrenigel mit der geringeren Größe nordafghanischer. Die Größe der ersten, oberen Molaren (Abb. 2) nimmt in Nord- und Südafghanistan klinal von Ost nach West ab. Die Existenz der geographisch vermittelnden und morphologisch intermediären Population wie auch die allmähliche Merkmalsverschiebung innerhalb Afghanistans stützen weiterhin die Zusammenfassung von *Hemiechinus megalotis* mit *H. auritus* zur selben Art.

Summary

On the hedgehogs (Erinaceidae) of Afghanistan

1. *Paraechinus hypomelas* is recorded for Afghanistan by only five specimens originating from the surroundings of Jalalabad, from Paktia province and from Kandahar.

2. The *Hemiechinus* from southwestern Afghanistan (Seranj) combine the grey ventral colour of southeastern populations, formerly recognized to be a species of its own, with the smaller size of northern *H. auritus*. The size of the first upper molar teeth (fig. 2) clinally decreases in northern and southern Afghanistan from east to west. The existence of a geographically and morphologically transitional population and the clinal shift of characters in Afghanistan support the hypothesis (Niethammer 1969): *Hemiechinus megalotis* is not a separate species but only a subspecies of *H. auritus*.

Literatur

Bobrinskij, N. A.; Kuznetzow, B. A.; Kusjakin, A. P. (1965): Säugetiere der UdSSR. Moskau (russisch).

Ellerman, J. R.; Morrison-Scott, T. C. S. (1951): Checklist of Palaearctic and Indian Mammals, 1758 to 1946. London.

Firbas, W.; Poduschka, W. (1971): Beitrag zur Kenntnis der Zitzen des Igels, *Erinaceus europaeus* Linne, 1758. Säugetierk. Mitt. **19**, 39—44.

Harrison, D. L. (1964): The Mammals of Arabia, Vol. I. London.

Hassinger, J. D. (1968): Introduction to the Mammals Survey of the 1965 Street Expedition to Afghanistan. Fieldiana, Zoology **59**, 1.

Lay, D. M. (1967): A Study of the Mammals of Iran. Fieldiana, Zoology **54**.

Niethammer, J. (1969): Zur Taxonomie der Ohrenigel in Afghanistan (Gattung *Hemiechinus)*. Z. Säugetierkunde **34**, 257—274.

Ognev, S. I. (1928): Mammals of eastern Europe and northern Asia, Vol. I. Moskau (Aus dem Russ. ins Engl. übers. durch IPST 1962, Jerusalem.)

Anschrift des Verfassers: Prof. Dr. J. Niethammer, Zoologisches Institut der Universität, 53 Bonn, Poppelsdorfer Schloß

Riechverhalten und Riechlaute der Mausohrfledermaus
Myotis myotis

Von Anton Kolb

Eingang des Ms. 2. 2. 1973

Einleitung

Die bei der Kotanalyse gefundenen Reste flugunfähiger Insekten bzw. Larven (Kolb 1958) ließen vermuten, daß Mausohren ihre Nahrung auch vom Boden aufnehmen und dort sowohl zur Nahrungssuche als auch zur Nahrungsauswahl den Geruchssinn benutzen dürften. In zahlreichen Versuchen (Kolb 1958, 1961) konnte nachgewiesen werden, daß dies auch zutreffend ist. Darüber hinaus konnte gezeigt werden, daß Mausohren auch zur Nahrungsauswahl in der Luft den Geruchssinn heranziehen. Die histologischen (Kolb und Pisker 1964) und die licht- und elektronenmikroskopischen Untersuchungen des Riechepithels (Kolb 1971) haben ergeben, daß Fledermäuse auf Grund ihrer zahlreichen und wohldifferenzierten Riechzellen alle Voraussetzungen für die Leistungsfähigkeit dieses Organs mitbringen. Die genaue Beobachtung des Riechverhaltens ließ nun ein interessantes Detail erkennen, das es erlaubt, eine Reihe von Verhaltensweisen zu erklären, die bisher problematisch waren.

Riechverhalten

Dieses Verhalten läßt sich auf die Beschreibung von drei verschiedenen Situationen beschränken:

1. Bei der Nahrungssuche auf dem Boden läuft ein Mausohr langsam schnuppernd, den Kopf leicht nach oben und unten sowie seitlich bewegend, über ein mit Moos und dgl. ausgelegtes Futterfeld. Es vermag hierbei alle abgetöteten, im Moos versteckten Käfer ausfindig zu machen. Errichtet man verschiedene Mooshäufchen und beschickt nur einen Teil von ihnen mit abgetöteten Insekten, so vermag es, wie der entsprechende wissenschaftliche Film (Kolb 1966) deutlich zeigt, mit Sicherheit beschickte und unbeschickte zu unterscheiden. In ein als beködert erkanntes Häufchen stößt es mit Vehemenz hinein. Während dieser Suchaktion auf dem Boden hält das Tier das Maul dauernd geöffnet (Abb. 1).



Abb. 1. Mausohr, mit geöffnetem Maul auf dem Boden laufend

2. Nicht nur beim Laufen auf dem Boden, sondern auch im Fluge, wenn ein Tier das Futterfeld überfliegt und ggf. auch an einer Stelle rüttelt, vermag das Mausohr ein totes Insekt zu orten, das im ausgebreiteten Moos versteckt ist. Es

Z. Säugetierkunde 38 (1973) 277—284

ASTM-Coden: ZSAEA 7

läßt sich an der betreffenden Stelle nieder und beginnt, wie in 1 beschrieben, zu suchen. Baut man einzelne Mooshäufchen auf und ködert nur einige von ihnen mit toten Insekten, so läßt es sich nur auf ein beködertes Häufchen nieder. Beim An- bzw. niedrigen Überfliegen des Futterfeldes hält das Tier das Maul ebenfalls geöffnet und neigt zudem den Kopf stark nach unten (Abb. 2).

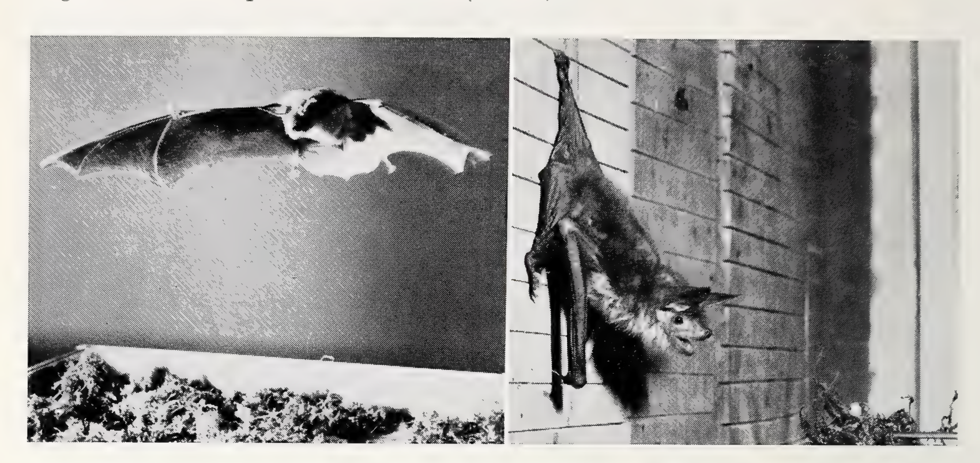


Abb. 2 (links). Mausohr bei einem Anflug auf das Futterfeld. Der Kopf ist gesenkt, das Maul geöffnet. — *Abb. 3 (rechts).* Mausohr an der Wand hängend, öffnet bei Vorhalten eines im Moos verborgenen Käfers das Maul

3. Reicht man einem an einer Wand oder Pfosten hängenden Tier ein Insekt, so öffnet es geraume Zeit vor dem Zugriff das Maul, bewegt mitunter hierzu den Kopf etwas und schnappt erst dann zu (Abb. 3).

Von den drei geschilderten Situationen gab besonders die erste Anlaß zu einer näheren Untersuchung, da es keine Erklärung dafür gibt, warum ein auf dem Boden laufendes Tier das Maul dauernd offen hält und noch dazu den Kopf wippend bewegt. Bei den in 2 und 3 beschriebenen Situationen ließe sich das Offenhalten des Maules ggf. noch mit der Aussendung von Ultraschallauten zum Zwecke der Ortung erklären.

Laute

Wir hielten nun einem an der Wand hängenden Tier zugleich mit einem Mistkäfer ein Ultraschallmikrophon vor und siehe da, auf dem Bildschirm des Oszillographen waren Impulse zu sehen. Doch hatten sie mit den allgemein bekannten Oszillogrammen der Ultraschallaute von *Myotis myotis* nicht die geringste Ähnlichkeit. Das Oszillogramm dieser Impulse war viel kürzer, die Amplituden viel schmäler, die Frequenz viel niedriger.

Nun bauten wir das Ultraschallmikrophon in das Moos des Futterfeldes ein, um die Suchaktionen der auf dem Boden laufenden Tiere, die ja durch ihr eigenartiges Verhalten den Anstoß zu dieser Untersuchung gaben, zu überprüfen. Auch hier bekamen wir die gleichen Ergebnisse wie oben. Die Tiere stießen beim Laufen, bisweilen auch beim Sitzen auf dem Boden, durch das offene Maul Laute aus, die sich, wie oben erwähnt, deutlich von den Ultraschallauten zum Zwecke der Ortung unterschieden.

Schließlich wurde das Ultraschallmikrophon in beköderte Mooshäufchen eingebaut, um die eventuellen Laute eines anfliegenden Tieres feststellen zu können. Immer,

wenn die Versuchstiere mit geöffnetem Maul in geringer Höhe über das Futterfeld flogen, konnten wir auf dem Bildschirm die oben skizzierten Oszillogramme dieser Laute beobachten.

Die genannten Laute wurden in allen Situationen auch mit einem Tonbandgerät aufgenommen. Besonders aufschlußreich war jedoch die Erfassung dieser Laute mit dem Oszillographen „Tetronix 545 B" mit Einschub[1] und die mit einer angebauten Polaroid-Kamera aufgenommenen Oszillogramme, die von einem hängenden Tier, wie in Situation 3 geschildert, gemacht wurden.

Um die Beschreibung übersichtlich zu gestalten, möchte ich die von Fledermäusen abgegebenen Laute ihrer Funktion entsprechend benennen. Die oben skizzierten Laute bezeichne ich als *Riechlaute,* die zum Zwecke der Ortung bzw. Orientierung abgegebenen Ultraschallaute dagegen als *Ortungslaute* und die meist im Hörbereich abgegebenen Laute, die das körperliche Behagen bzw. Unbehagen und dgl. zum Ausdruck bringen, als *Ausdruckslaute.*

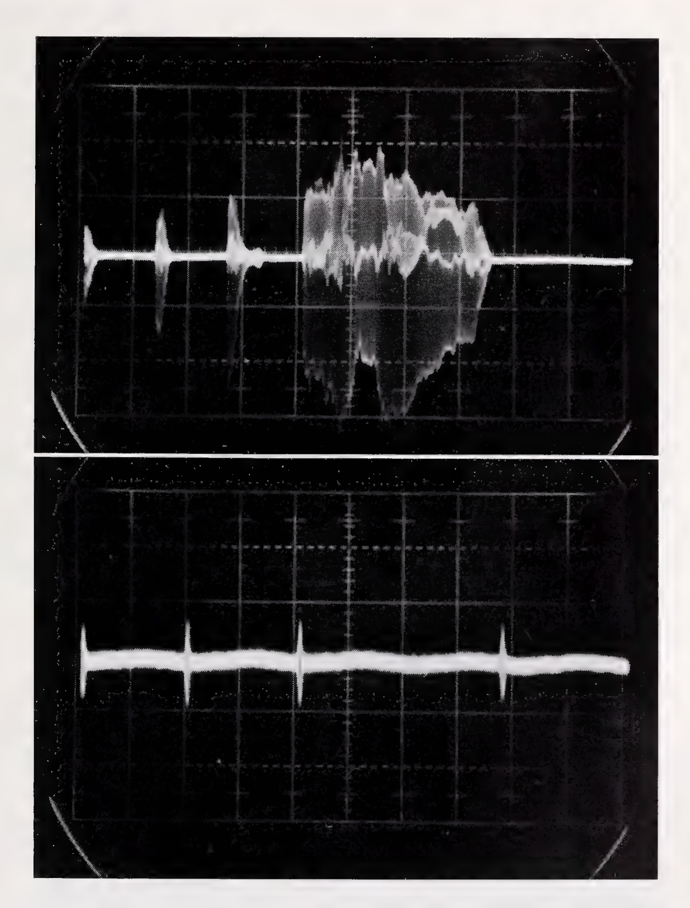


Abb. 4 (oben). Oszillogramm — Gesamtlänge 10 msec, Ordinate 20 mV/Teilung — mit 3 Riechlauten und 1 Ortungslaut — *Abb. 5 (unten).* Oszillogramm — Gesamtlänge 100 msec, Ordinate 20 mV/Teilung — zeigt 4 Riechlaute mit verschieden großen Intervallen

[1] Für die Aufnahme dieser Oszillogramme habe ich von der Fa. Siemens, Erlangen, den Herren Gassong und Streiter zu danken; für die Beratung bei der Auswertung derselben Herrn Dr. Krauth, Institut f. Satellitenelektronik, Oberpfaffenhofen.

Beschreibung der Riechlaute

In Abb. 4 sind die Oszillogramme von drei Riechlauten und von einem, wenn auch untypischen, Ortungslaut zu sehen. Aus dieser Abbildung geht hervor, daß Riechlaute mitunter abwechselnd mit Ortungslauten ausgestoßen werden. Meist ist jedoch eine einheitliche Folge dieser gleichgearteten Laute festzustellen. Die Riechlaute werden zudem, wie bekanntlich auch die Ortungslaute, mit variierenden Intervallen abgegeben. Eine sehr schnelle Folge von etwa vier Riechlauten ist häufig während des Anfluges auf einen Köder unmittelbar vor dem Niederlassen oder bei anderen Situationen immer dann festzustellen, wenn sich Versuchstiere der Nahrung bzw. einem Köder nähern.

Der Abb. 5 ist zu entnehmen, daß das kürzeste Intervall dabei ca. 10 msec beträgt. Aus dieser Abbildung, besonders jedoch aus Tonbandaufnahmen, geht außerdem hervor, daß die Zahl dieser Laute pro Sekunde bei der Abgabe einer Folge von Riechlauten bedeutend geringer ist, als sich aus den kürzesten Intervallen berechnen läßt. Maximal beträgt die Zahl der Riechlaute etwa 14/sec.

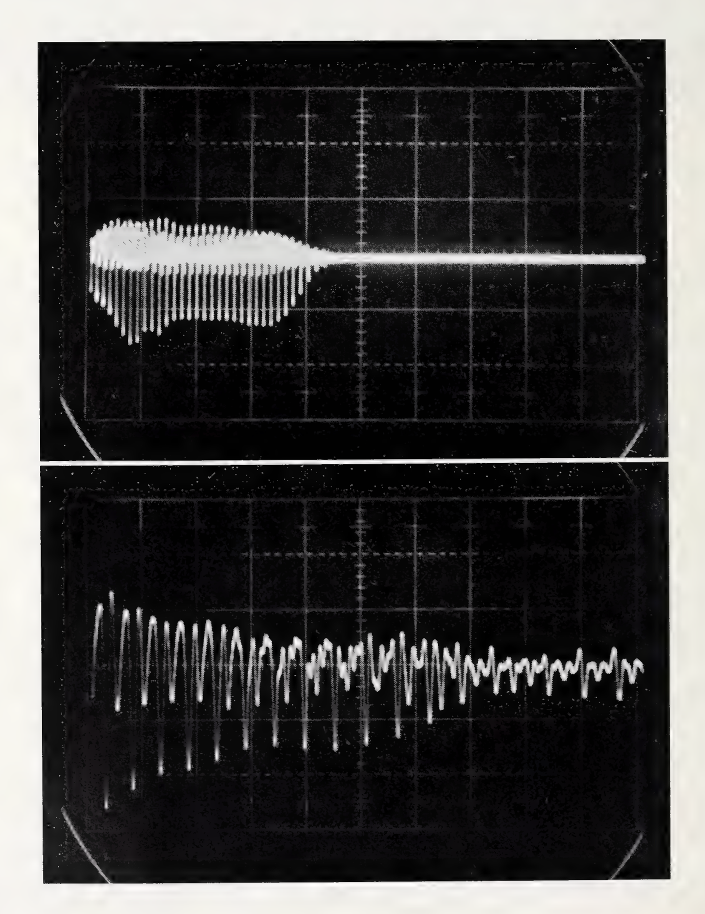


Abb. 6 (oben). Oszillogramm — Gesamtlänge 5 msec, Ordinate 20 mV/Teilung — mit einer Grundfrequenz von 16 kHz und besonders gut ausgeprägter erster Oberwelle — *Abb. 7 (unten).* Oszillogramm — Gesamtlänge 1 msec, Ordinate 20 mV/Teilung — mit einer Grundfrequenz von 20 kHz und 4 Oberwellen

Die Frequenz dieser Laute variiert ebenfalls. In der Abb. 6 zeigt ein von dem Oszillographen zeitgedehntes Oszillogramm eine Frequenz von 16 kHz. Das ebenfalls zeitgedehnte Oszillogramm eines anderen Impulses (Abb. 7) weist dagegen eine Frequenz von ca. 20 kHz auf. Die Frequenz der Impulse fällt in ihrem Verlauf kaum ab. Für einen Teil der Riechlaute besteht somit die Möglichkeit, daß sie von einem jüngeren Menschen noch gehört werden können.

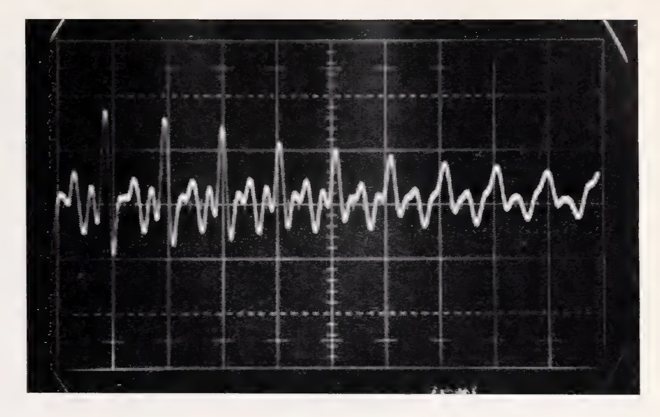


Abb. 8. Oszillogramm — Gesamtlänge 0,5 msec, Ordinate 20 mV/Teilung — mit einer Grundfrequenz von 20 kHz und 3 Oberwellen

Häufig treten auch Oberwellen auf. Im Oszillogramm (Abb. 6) ist besonders die erste Oberwelle klar zu erkennen. Bei noch stärkerer Zeitdehnung (Abb. 7) ist sogar noch die 4. Oberwelle erkennbar. Die Oberwellen sind jedoch nicht in jedem Impuls in der gleichen Zahl vorhanden; so treten z. B. im Oszillogramm der Abb. 8 insgesamt nur 3 Oberwellen auf.

Die Länge der Impulse ist gewissen Schwankungen unterworfen, wie ebenfalls den Abb. 4 und 5 zu entnehmen ist. Doch sind es überwiegend sehr kurze Impulse, deren Länge zwischen 1 und 2 msec schwankt.

Über die Intensität der Riechlaute können keine genauen Angaben gemacht werden. Ein Vergleich mit den Amplituden des Ortungslautes in Abb. 4 läßt jedoch auf eine viel geringere Intensität als bei den Ortungslauten schließen. Zugleich zeigen die verschieden großen Amplituden der einzelnen Riechlaute, daß auch ihre Intensität gewissen Schwankungen unterworfen ist. Bei der Wiedergabe der auf Tonband aufgenommenen Laute mit halber Geschwindigkeit kann man ebenfalls eine geringe Schwankung der Intensität feststellen. Die Laute klingen dabei hohl und hören sich an, wie wenn man auf Holz klopft.

Funktion der Riechlaute

Die Frage nach der Aufgabe bzw. Funktion der Riechlaute ist wohl die schwierigste, wenn auch kein Zweifel darüber bestehen dürfte, daß sie nicht funktions- bzw. bedeutungslos sind. Die Tatsache, daß diese Laute immer ausgestoßen werden, wenn die Tiere Nahrung suchen oder kurz bevor sie Beute ergreifen, läßt den Gedanken aufkommen, daß sie wahrscheinlich mit der Erkennung bzw. Auswahl von Nahrung zu tun haben. Zur Lösung dieser Frage wurden zahlreiche, recht verschieden geartete Versuche angestellt. Doch sollen nur diejenigen Versuche kurz geschildert werden, die eine eindeutige Aussage erlauben. So wurde ein Mistkäfer aus Kunststoff hergestellt und einem Mausohr vorgehalten. Es öffnete zwar das Maul, erzeugte die üblichen Laute, machte jedoch keine Miene zuzugreifen. Um die genaue morphologische Identität der Formen zu wahren und deren Bedeutung zu erfassen, wurde ein abgetöteter Mistkäfer in Lack getaucht, getrocknet und einem Tier geboten. Wiederum öffnete dieses das Maul, aber auch hier erfolgte kein Zugriff. Weiterhin wurden den Ver-

suchstieren tote Mehlwürmer oder Mistkäfer gereicht, die in einem Büschel von Moos versteckt und von einer Pinzette gehalten waren. Hier erfolgte nach dem Öffnen des Maules und der Abgabe von Lauten immer ein Zugriff. Dieser Zugriff blieb aus, wenn wir vom Moos umhüllte künstliche Objekte oder gelackte Mistkäfer gaben. Er erfolgte jedoch auch dann, wenn wir ihnen z. B. von Moos umhüllten Brei von zermörserten Käfern vorsetzten.

Diese Versuche zeigen, daß die Feststellung der Tiere, ob es sich bei den vorgegebenen Objekten um Beute handelt oder nicht, unabhängig von Form und Gestalt getroffen wird, da bestimmte Versuchsanordnungen die Bildung von gestaltvermittelnden Echos verhinderten. So konnte einerseits durch die Darbietung der reinen Form der Nahrung (lackierte Käfer – kein Zugriff), andererseits durch die Verhinderung von gestaltvermittelnden Echos (Käfer in Moos gehüllt bzw. zerquetscht – trotzdem Zugriff) bewiesen werden, daß diese Laute mit der akustischen Ortung und somit mit der Vermittlung von Formen nichts zu tun haben. Einen deutlichen Beweis hierfür bieten auch die vor einigen Jahren durchgeführten Versuche (Kolb 1961), wobei u. a. lebende Mistkäfer mit dem Brei zermörserter Kartoffelkäfer bestrichen und dann von den Versuchstieren (Kartoffelkäfer sind ihnen widerlich) nicht ergriffen wurden. Es bleibt also nur die eine Möglichkeit, daß diese Laute mit der geruchlichen Wahrnehmung in Zusammenhang stehen. Hierzu möchte ich folgende Vorstellung entwickeln:

Die Riechlaute werden wie die Ortungslaute von *Myotis myotis* durch das Maul ausgestoßen. Sie lösen oberflächlich haftende Moleküle an der Beute ab, wirbeln sie auf, erhöhen dadurch deren Konzentration und vergrößern den damit verbundenen Bereich der Duftwahrnehmung. Ein durch den Flügelschlag entstehender Luftstrom vermag zudem einem fliegenden Mausohr Duftstoffe zuzuführen, insbesondere wenn es niedrig über dem Boden fliegt oder z. B. einen Schmetterling von der Wand abnimmt. Außerdem besteht die Möglichkeit, daß der bei der Bildung von Riechlauten entstehende Luftstrom von der Beute reflektiert wird und Duftstoffe zu der schallenden Fledermaus transportiert. Daß dieser Vorgang sich nur innerhalb kurzer Entfernungen abspielen kann, ergibt sich sowohl aus der geringen Reichweite dieser Laute als auch aus der typischen Verhaltensweise des Mausohrs.

Die Sicherheit der olfaktorischen Ortung kann schon auf Grund der Sachlage nicht so genau sein wie die akustische. Dies ist sehr gut zu sehen in dem wiss. Film „Sinnesleistungen des Mausohres bei der Nahrungsaufnahme vom Boden" (Kolb 1966), wo der erste Versuch dieses Tieres, einen Mistkäfer zu ergreifen, der am Rande einer Wasserschale liegt, danebengeht und erst der zweite Zugriff erfolgreich ist. Dies mag damit zusammenhängen, daß der reflektierte Luftstrom eine breite Streuung hat bzw. durch dazwischen liegendes Moos, Laub und dgl. abgelenkt wird und daher keine präzise Ortung möglich ist. Doch kann man sehr genau erkennen, daß ein Mausohr der zunehmenden Konzentration eines Duftes folgt und unmittelbar an der Stelle höchster Intensität auch zugreift, ohne die Beute hierbei immer sicher fassen zu können, weil entweder der Zugriff um einige Zentimeter danebengeht oder die Beute kurz zuvor die Stelle verlassen hat bzw. entfernt wurde. Das gleiche Verhalten kann man auch bei einem Jagdhund beobachten, der einer Fährte folgt und dann mit scharfem Zugriff in ein Hasenlager stößt, das der Hase unmittelbar zuvor verlassen hat. Ein Verhalten, das sich ebenfalls nach der zu- bzw. abnehmenden Duftkonzentration orientiert, vermuten auch Schmidt und Greenhall bei Vampirfledermäusen. Die olfaktorische Ortung des Mausohrs steht somit der akustischen, die auf den Quadratzentimeter (Kolb 1966) genau erfolgt, zwar um einiges nach, ist jedoch von großer Wichtigkeit. Bei der Suche nach Nahrung, besonders nach sitzender bzw. Bodennahrung, ist das Zusammenwirken von akustischer und olfaktorischer Ortung nötig.

Diskussion

Wird man zum ersten Male mit den Vorstellungen über Riechlaute konfrontiert, so ist man im Augenblick etwas eigenartig berührt, weil sie, so hat man den Eindruck, hier einmalig aufzutreten scheinen. Beobachtet man jedoch das Riechverhalten anderer Tiere, so kann man feststellen, daß dies nicht zutreffend ist und Ähnliches sowohl bei manchen Säugetieren wie auch beim Menschen anzutreffen ist.

In der Literatur habe ich nur bei HERTER (1938) die Angabe gefunden, daß der Igel in seinem Biotop langsam umhergeht und beim Schnüffeln die Luft oft laut vernehmbar einzieht und ausstößt. Außerdem ist bekannt, beriecht z. B. ein Rind ein vorgehaltenes Büschel Gras, so stößt es Luft durch die Nase mit solcher Intensität aus, daß dies gut hörbar und an der Hand spürbar ist. Beriecht ein Rind Wasser, so wirft die durch die Nase ausgestoßene Luft sogar leichte Wellen auf. Ein ähnliches Verhalten können wir bei Hunden beobachten. Verfolgt z. B. ein Jagdhund eine Fährte, so stößt er beim Schnuppern gut hörbar Luft durch die Nase aus und zieht diese mit etwas weniger Intensität, aber trotzdem hörbar wieder durch die Nase ein. Schließlich prüfen auch manche Weinkenner (so ließ ich mir erzählen) den vorgesetzten Trunk durch Beriechen, indem sie Luft einmal kräftig durch die Nase in das Glas ausstoßen und diese anschließend mit den aufgewirbelten Duftstoffen portionsweise durch die Nase wieder einziehen. Vollzieht man dies nach, so ist man überrascht, daß die Duftintensität dadurch um etwa das 3fache zunimmt und somit diese Prozedur von erheblicher Bedeutung ist. Mag zur Erhöhung des Geruchsempfindens bei diesen Beispielen auch das Freimachen des olfaktorischen Raumes von Residualluft und das anschließende Füllen mit Frischluft eine gewisse Rolle spielen, so fällt dies beim Mausohr weg, da es die Laute nur durch das Maul ausstößt. Außerdem stößt das Mausohr diese Laute nur dann aus, wenn es nach Beute sucht oder ein vorgehaltenes Objekt auf Genießbarkeit überprüft.

Lt. brieflicher Mitteilung[2] sind grundsätzlich auch Ultraschallaute durch den hierbei entstehenden Luftstrom in der Lage, Duftstoffe zu transportieren. Bedenkt man, daß Fledermäuse ihre Ortungslaute mit großer Intensität abgeben, so dürften nicht nur die genannten Riechlaute, sondern auch die Ortungslaute durch den entstehenden Luftstrom befähigt sein, auf kurze Strecken den Transport von Duftstoffen durchzuführen. Somit käme den Ortungslauten eine doppelte Funktion zu, nämlich, sowohl die Echos zur Ortung als auch Duftstoffe zur olfaktorischen Prüfung, ob es sich um Beute handelt oder nicht, zu liefern. Diese Annahme würde auch frühere Befunde erklären (KOLB 1961), bei denen Mausohren an Zwirnsfäden aufgehangene, ihnen nicht schmeckende Käfer selbst im Fluge auf eine Distanz von etwa 20 cm von anderen zu unterscheiden lernten. Auch die von GRIFFIN (1965/66) angestellten Versuche — er warf Mehlwürmer und ähnlich gestaltete, ungenießbare Scheiben in die Luft und die Versuchstiere lernten beides im hohen Prozentsatz zu unterscheiden — würden eine ergänzende Erklärung finden, bei der Annahme, daß die zur Ortung ausgestoßenen Ultraschallaute eine Doppelfunktion haben und den Tieren sowohl Echos wie auch Duftstoffe vermitteln. Diese Annahme würde bedeuten, daß Riechlaute von Fledermäusen nur ausgestoßen werden, wenn es der mehr Anstrengung erfordernden Aussendung von Ortungslauten nicht bedarf. Auch dies stünde nicht im Widerspruch zu den bis jetzt vorliegenden Ergebnissen, die zu erweitern und zu vertiefen wir z. Z. bestrebt sind.

[2] Herrn Prof. Dr. M. R. SCHROEDER, Göttingen, danke ich bestens für diese Auskunft.

Zusammenfassung

Das Mausohr *(Myotis myotis)* vermag mit Hilfe des Geruchssinnes sowohl bei niedrigem Flug als auch beim Laufen auf dem Boden sogar im Moos versteckte Insekten zu orten und zugleich eine Nahrungsauswahl zu treffen. Während dieser Suchaktion hält es das Maul dauernd geöffnet und stößt Laute aus, die an der Grenze des Hör-Ultraschallbereiches liegen. Eine funktionsbezogene Einteilung aller Fledermauslaute in Ortungs-, Riech- und Ausdruckslaute wird notwendig. Die Oszillogramme der Riechlaute zeigen eine Frequenz von 16—20 kHz, eine Länge von 1—2 msec, variierende Intervalle, eine geringe Intensität und ca. 14 Impulse pro Sekunde. Die Funktion der Riechlaute wird im Lösen und Aufwirbeln von Duftmolekülen an der Oberfläche der Beute und in der damit verbundenen Erhöhung der Duftkonzentration gesehen. Ein durch den Flügelschlag bzw. bei der Erzeugung von Riechlauten entstehender Luftstrom dürfte zudem, an der Beute reflektiert, dem Mausohr Duftstoffe zuführen. Da grundsätzlich auch Ultraschallaute durch den entstehenden Luftstrom in der Lage sind, Duftstoffe zu transportieren, wird angenommen, daß die Ortungslaute eine Doppelfunktion haben.

Summary

Olfactory behaviour and olfactory sounds of the bigger Mouse-eared Bat (Myotis myotis)

Using olfaction the bigger Mouse-eared Bat *(Myotis myotis)* is capable of locating insects hidden in moss during low flight as well as while stalking on the ground, taking it's choice of food at the same time. During this tracking it keeps it's mouth constantly opened emitting sounds on the borderline of the audible-ultrasonic range. With reference to function a classification of bat sounds is desirable into those of orientation, olfaction and expression. Oscillograms of olfactory sounds show a frequency of 16 bis 20 kc/sec, a duration of 1—2 msec, varying intervals, low intensity, and approx. 14 pulses per sec.

Functionally olfactory sounds are thought to detach and to whirl up molecules of odorous substances on the prey's surface, thereby increasing scent concentration. Air streams originating from flapping of wings or generation of olfactory sounds respectively should moreover convey odorous substances to the Mouse-eared Bat following their reflection by the prey.

Ultrasonic sounds being fundamentally in a position to convey odorous substances via the current of air so produced, a twofold function of orientation sounds is assumed.

Literatur

Eisentraut, M. (1937): Die deutschen Fledermäuse. Leipzig: Verlag Paul Schöps.

Griffin, D. R. (1966): Discriminative Echolocation by Bats. Les Systèmes Sonars Animaux, Biologie et Bionique. Ed.: R. G. Busnel, Frascati.

Griffin, D. R.; Friend, J. H.; Webster, F. A. (1965): Target discrimination by the echolocation of bats. J. Exptl. Zool. **158**, 155—168.

Herter, K. (1938): Die Biologie der europäischen Igel. Leipzig: Verlag Paul Schöps.

Kolb, A. (1958): Nahrung und Nahrungsaufnahme bei Fledermäusen. Z. Säugetierkunde **23**, 83—94.

— (1961): Sinnesleistungen einheimischer Fledermäuse bei der Nahrungssuche und Nahrungsauswahl auf dem Boden und in der Luft. Z. vergl. Physiol. **44**, 550—564.

— (1966): Sinnesleistungen der Fledermaus *Myotis myotis* bei der Nahrungsaufnahme vom Boden. Wiss. Film C 884/1964, Göttingen.

— (1971): Licht- und elektronenmikroskopische Untersuchungen der Nasenhöhle und des Riechepithels einiger Fledermausarten. Z. Säugetierkunde **36**, 202—213.

Kolb, A.; Pisker, W. (1964): Über das Riechepithel einiger einheimischer Fledermäuse. Z. Zellforschung **63**, 673—681.

Schmidt, U.; Greenhall, A. M. (1971): Untersuchungen zur geruchlichen Orientierung der Vampirfledermäuse *(Desmodus rotundus)*. Z. vergl. Physiol. **74**, 217—226.

Anschrift des Verfassers: Prof. Dr. A. Kolb, Biologisches Institut, 86 Bamberg, Jesuitenstr. 2

New data on the rare African fruit bat *Scotonycteris ophiodon* Pohle, 1943

By W. Bergmans

Receipt of Ms. 18. 3. 1973

Introduction

When visiting the Laboratoire de Zoologie of the University of Brazzaville in the People's Republic of Congo, in December 1972, I had an opportunity to study the fruit bats in the zoological collections. The greater part of this collection will be dealt with later, but it was thought useful meanwhile to draw attention to two new finds of the poorly known fruit bat *Scotonycteris ophiodon* Pohle, 1943, that were encountered here. Hitherto the species was known from seven specimens, and the present examples add considerably to our knowledge of the taxonomy and distribution of the species.

I am aware that, due to the short and improvised character of my stay at Brazzaville, my observations are not as complete as would be desirable. The impossibility at the time to dispose of the adequate literature on the subject particularly meant a serious handicap.

The following abbreviations have been used to indicate museums and collections: BMNH - British Museum (Natural History), London; BONN - Zoologisches Forschungsinstitut und Museum Alexander Koenig, Bonn; UBRA - Laboratoire de Zoologie, Université de Brazzaville, Brazzaville; YPM - Yale Peabody Museum of Natural History, New Haven; ZMB - Zoologisches Museum, Berlin.

Material and descriptions

Two specimens, captured on the 13th of March, 1972, at Dimonika (4°14' S, 12°26' E), People's Republic of Congo, registration numbers 8-♂-72-03-13 and 9-♀-72-03-13, both in the collection of the Laboratoire de Zoologie of the University of Brazzaville. (Some doubt exists about the implicit rightness of the sex identifications as included in the registration numbers). The specimens consist of skulls and dry skins with folded wings.

The following notes apply to the colouration in both specimens. The white patch on the muzzle, from behind the nose to in between the anterior eye corners, is conspicuous, as are the white patches immediately behind — and probably about as big as — the eyes. Faint whitish tufts of hair could be observed at the base of anterior and posterior ear margins. The lips are bordered by a rather broad zone of whitish hairs, decreasing in density towards the nostrils. Quite broad zones of dark brown hairs surround the eyes but for the posterior side, where the white patch touches the eye. Very narrow zones of dark brown hairs border the white muzzle patch, the white patches behind the eyes and the dorsal and caudal margins of the white moustache. In specimen UBRA 8-♂-72-03-13 this dark brown bordering of the facial white markings is better developed than in the other specimen. The colours of the rest of the fur did not differ from the description given by Rosevaer (1965). The skin of nose,

Z. Säugetierkunde 38 (1973) 285—289

ASTM-Coden: ZSAEA 7

Measurements in mm of adult and subadult specimens of *Scotonycteris ophiodon* Pohle, 1943

Measurements from other than UBRA specimens have been taken from the original publications

Specimen	YPM 9442	BMNH 46.229	BONN 562	BONN 196	BONN 211	NMB 50051	UBRA 8-♂-72-03-13	UBRA 9-♀-72-03-13
Sex		♀	♀	♂	♀	♀	? ♂	? ♀
Age		adult	subadult	adult	adult	subadult	adult	adult
Locality	Liberia	Oda Ghana	Mueli Cameroon	Malende Cameroon	Malende Cameroon	Bipindi Cameroon	Dimonika Congo	Dimonika Congo
Forearm length	73.8	76	73.5	74.6	77.8	75	87.6	82.4
Total skull length	—	36		38.2	40.2	± 36	43.3	—
Rostrum length	9.6	10				9.2	16.0	—
Palatal length							25.3	—
Mandible length	29.5	26.5	27.9	29.0	30.3	26.5	33.1	31.3
Cranium breadth	—	15	15.4	16	16.3	16	17.0	16.1
Interorbital breadth	7.2	7	6.8	7.2	7.7	6.4	7.7	7.0
Postorbital breadth			8	7.8	7.8	8.9	7.2	8.3
Zygomatic breadth	—	22.5	22.5	24.4	—	21	27.3	—
$C^1 — C^1$	7.8	7.5	8.2	8.3	9.4	6.7		
$C^1 — M^1$	11.9	12	13	13.5	13.5	11.9	15.0	13.8
$M^1 — M^1$	13.4	12	13.2	13.8	15.0	12.6	17.2	14.2
$C_1 — M_2$			14.7	14.9	15.0	13.5	16.9	15.9

ears, wing membranes and tail membrane appeared to be dark brown, but this may be an artefact (HAYMAN 1946).

The skulls and forearms of both specimens were measured (see table). The anterior part of the skull of specimen UBRA 9-♀-72-03-13 was lacking and one of the zygomatic arches was damaged. In neither of the two specimens the palatal skin was preserved.

Dimonika, where both specimens came from, is situated in an area with low mountains covered with degraded high forest. The Congolese in the region do not distinguish between the various species of fruit bats that occur in the region, and know them in general for their foraging in fruit tree plantations. Among the fruit bats from Dimonika in the studied collection there was also a specimen of *Scotonycteris zenkeri* Matschie, 1894 (UBRA 1-♂-70-03-10).

Discussion

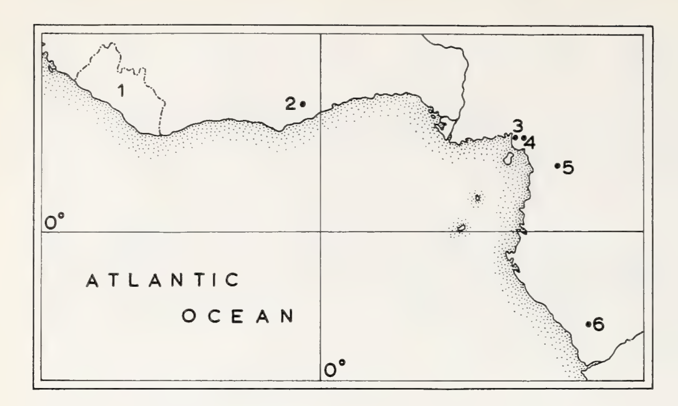
The present specimens were considered full-grown by the broad setting of their teeth and by the absence of a perceptible braincase deflection. From the skins the sex could not be determined any more, and observed mistakes in sex identification in other bats in the same collection prevent me from accepting without reservation the sex as written on the original labels.

The fur colour pattern in the Congo specimens agrees with that in the specimens from Oda, Ghana (HAYMAN 1946) and from Mueli and Malende, Cameroon (EISENTRAUT 1959). The colour of the type of the species, from Bipindi, Cameroon, appears to be quite aberrant (POHLE 1943), the white patches behind the eyes and the whitish eartufts being absent, while, on the other hand, the white muzzle patch is distinct. POHLE himself emphasized that an exact description of the various colours of the type would be senseless, since the specimen had been in alcohol for 44 years. EISENTRAUT (1959) dealing with three other Cameroon specimens which do have white cheek patches and ear tufts, takes it that the aberrant colouration of the type indeed could be due to fading, though he does not exclude the possibility of colour variation within the species.

After the type had been described, six other specimens of *Scotonycteris ophiodon* came to knowledge, all collected at sites west of the type locality. The Congo specimens are the first records that, parting from the type locality, extend the known distribution area rather far (more than 800 km) into a predominantly southern direction (see fig.).

The fact that these specimens match EISENTRAUT's Cameroon specimens in colours makes it the more likely that the type specimen lost some of its original colour markings. The observation of only a white muzzle patch in the type could even be influenced by the fact that this patch contrasts most with its surroundings, provided that the dark brown bordering of the white markings, as described here for the Congo specimens, was also present in the type.

In cranial and forearm measurements the Congo specimens differ substantially from most of the known specimens from other regions. Specimen UBRA 9-♀-72-03-13, with an estimated total skull length of 40 mm, has skull measurements comparable to those of the biggest specimen hitherto known, an adult female from Malende (BONN 211), but its forearm length is 82.4 mm against 77.8 mm in the Malende specimen. Specimen UBRA 8-♂-72-03-13, with a total skull length of 43.3 mm and a forearm length of 87.6 mm, surpasses all other specimens in size. (Comparing the rostrum length, measured from the anterior tip of the nasalia to the anterior part of the orbit margin, in this specimen, to rostrum lengths given for other specimens, some doubt



Collecting localities of *Scotonycteris ophiodon* Pohle, 1943.

1. Liberia		
2. Oda	05°55' N	00°56' W
3. Mueli	04°23' N	09°07' E
4. Malende	04°20' N	09°27' E
5. Bipindi	03°06' N	10°30' E
6. Dimonika	04°14' S	12°26' E

about my correct reading of this measurement seems justified.)

Too few specimens of *Scotonycteris ophiodon* are known to speculate about the essence of the observed size differences. As in the other fruit bats inhabiting these regions there is presumably a considerable size variation within the species, but a clinal variation in size may exist as well.

The position of the upper molars in the Congo specimens reminded me of the situation in the eastern examples of *Scotonycteris zenkeri*, where the upper molars are placed more to the rear, and seem to have bigger dimensions, than in specimens from the western regions (Bergmans, Bellier and Vissault 1973), but by lack of comparison material this observation could not be checked.

Acknowledgements

Thanks are due to the Netherlands Organisation for Pure Scientific Research (Z. W. O.) for the financial aid that enabled me to visit the People's Republic of Congo. I am much indebted to Professor Dr. G. Vattier-Bernard of the Laboratoire de Zoologie of the University of Brazzaville for the permission to study the fruit bat collection in this institution. I thank Dr. H. Felten of the Senckenberg Museum (Frankfurt/Main) for sending me a photocopy of Pohle's paper.

Summary

Two additional examples of the rare African fruit bat *Scotonycteris ophiodon* Pohle, 1943, are described and discussed. By this new record the known size range and the known geographical range of the species are largely extended.

Zusammenfassung

Neue Daten über den seltenen afrikanischen Flughund Scotonycteris ophiodon Pohle, 1943

Zwei neue Funde des seltenen Afrikanischen Flughundes *Scotonycteris ophiodon* Pohle, 1943, werden beschrieben und diskutiert. Die bekannte Variation in der Größe dieser Art, wie auch das bekannte Verbreitungsgebiet, werden damit beide erheblich erweitert.

References

Bergmans, W.; Bellier, L.; Vissault, J. (1973): A taxonomical report on a collection of Megachiroptera (Mammalia) from the Ivory Coast. Rev. Zool. Bot. afr. (In press).

Eisentraut, M. (1959): Zur Kenntnis der westafrikanischen Flughundgattung *Scotonycteris.* Bonn. zool. Beitr. **10**, 298—309.

Hayman, R. W. (1946): A new *Scotonycteris,* with notes on other Gold Coast bats. Ann. Mag. nat. Hist. **11**, 766—775.

Novick, A. (1958): Notes on an additional example of the fruit bat *Scotonycteris ophiodon* Pohle. Postilla **34**, 1—5.

Pohle, H. (1943): *Scotonycteris ophiodon* sp. n., eine neue Art epomophorider Flughunde. Sitzb. Ges. Naturf. Fr. Berlin 1942 (1943), 78—87.

Author's address: W. Bergmans, Instituut voor Taxonomische Zoölogie (Zoölogisch Museum), Plantage Middenlaan 53, Amsterdam-1004, The Netherlands

New systematics and the classification of Old World *Hipparion*

By Ann Forstén

Receipt of Ms. 25. 7. 1972

The ideas of the New Systematics (Huxley 1940) are presently generally applied in the classification of recent birds and mammals. The recognition, at the beginning of the century, of the polytypic species greatly simplified classification and facilitated inferences as to the interrelationships of the species. Geneticists early emphasized the fact that species are composed of populations (Dobzhansky 1937), of which no two are identical in their genetic and morphological make-up, due to initial differences in the frequency of genes and local differentiation, but between which similarities tend to be preserved because of initial qualitative genetic similarities and genotypic buffering, migration and marginal interbreeding. In some branches of classification, especially the classification of birds, the typologically defined, monotypic species had already then been demolished, and emphasize had been laid on the subspecies and the local populations of species. Mayr (1942) discusses at length the concept of the polytypic species as reflecting a population thinking in systematics.

The modern systematist uses samples drawn from populations for description and comparison of populations in and between species. Often quantitative methods are used to measure the range of variation in, and for statistical comparison of, samples. The type, earlier the main or only basis for characterization of the species, is considered just a name-bearer, but otherwise no more characteristic of the species than any other specimen from the sample, since in animals which reproduce sexually no two individuals, except identical twins, are exactly alike, and no individual can be more typical of the species than any other. In addition to morphological characters, features of physiology, ethology, geographical occurrence etc. are important in comparisons. In short, the pigeon-holing of species of the Old Systematics has given way to a biological evaluation of the species of the New Systematics. This tema has, since Mayr's important work of 1942, repeatedly been discussed (Mayr 1943, 1949, 1958, 1963; Mayr, Linsley and Usinger 1953; Simpson 1943, 1951, 1961), as has the application of the New Systematics in paleontology (Arkell and Moy-Thomas 1940; Jepsen, Mayr and Simpson [edits.] 1949; Newell 1948; Simpson 1943; Sylvester-Bradley 1951; Sylvester-Bradley [edit.] 1956). The systematists taking part in the discussion have almost unanimously agreed to discard the static, typological species-concept in favor of a concept of a dynamically evolving species, which consists of local populations, each with their own gene pool, intergrading with neighbouring populations.

Z. Säugetierkunde 38 (1973) 289—294

ASTM-Coden: ZSAEA 7

According to the New Systematics, thus, the species „consists of a group of populations which replace each other geographically or ecologically and of which the neighbouring ones intergrade or interbreed whenever they are in contact or which are potentially capable of doing so" (MAYR 1964, p. 120). In SIMPSON's (1951) words "A phyletic lineage evolving independently of others, with its own separate and unitary role and tendencies is a basic unit in evolution".

The polytypic species concept has not been generally adopted in paleontology, and pigeon-holing classification, based mainly on morphological criteria, still prevail. The usual excuses for this practice are that it is impossible to know whether finds are exactly contemporaneous and that a wide species definition makes specific identification of new finds difficult, since it allows for a range of morphological variation. The species in paleontology, accordingly, seldom has dimensions in time or space, it mainly has a point-like distribution and is known from a vertically limited level only. Thus paleontological systematics have remained typological, since other criteria than morphological ones, such as the possibility of ecological or geographical replacement, as mentioned in MAYR's definition of a species, or the criterion of "separate and unitary evolutionary role and tendencies" as in SIMPSON's definition, are not taken into account when species are described. It is maintained that species in paleozoology cannot be defined according to the same criteria as in neozoology, yet horizontal and vertical speciation (i. e. speciation in space and time) are probably inseparable in nature; they cannot be separated in fossil forms, but it is debatable whether they can in recent forms either, since time is necessary for differentiation (NEWELL 1948).

This is the situation in the systematics of the Old World fossil equid genus *Hipparion*. Ever since 1829 when the first finds were described by v. MEYER, new materials have been reported on and new species described at an increasing rate. Up to about 1930 new species had been described at a mean rate of one every three years. At that time a certain reaction set in, and doubts were voiced against the practice of describing each new find as a new species. TERIAEV (1936), for instance, went to the opposite extreme and maintained that all species of *Hipparion* described so far in fact were only local forms of a single, wide-spread species. This reaction against the excessive splitting of the genus should be seen against the background of the dawning New Systematics. However, the ideas of the New Systematics did not take root among Old World paleontologists; although almost every worker in the group since 1930 has pointed out that the number of species described in the genus *Hipparion* ist too large, the mean rate of increase in the number of new species has since been two every three years. There have seldom been attempts to syntheses or to conclusions as to the interrelationships and evolution of these "species". The main interest has been the description and pigeon-holing of materials. Although some quantitative methods often are used for evaluation of the variation in a sample, in comparisons of forms local morphological differences are given more weight than overlap and similarities, and not enough heed is taken of allometric growth-relations. One has the impression that what is studied and compared is not so much variable samples (hypodigms in SIMPSON's [1940] terminology), as individual specimens (i. e. types of the Old Systematics).

A study of the material of *Hipparion* from some two hundred localities in Europe, Africa, and Asia, definitely shows that some local forms are more closely similar to each other than they are to other such forms. Useful morphological features according to which grouping of forms can be done are, among others, overall size, robustness and proportions of the limbs, development of the cuneiform facet on MT III, degree of hypsodonty, complication of the enamel, and development of cingular structures in the cheek teeth. The similarities between forms of one group are not only morphological, but are apparent also in characters such as geographic and geo-

logic occurrence, and probable habitat preference. Although there is wide overlap in occurrence, in habitat preference there is little overlap between groups. All morphological characters vary independently between local forms of one group as well as between groups; the differences between groups, thus, are gradual rather than absolute. However, there is an average condition which characterizes each group, and where forms of different groups occur in the same local sample they are usually distinct and separable. This is, for instance, the case with the two forms of *Hipparion* occurring in the fossil sample from Pikermi, Greece. Although it has frequently been maintained that the metapodials from Pikermi form a single scatter of observations if total length is plotted to distal or proximal breadth, and moreover, that correlation between these measures is negative (i. e. that the shortest bones are the broadest, the longest the narrowest), this is not supported by the data. In a large sample of metapodials from Pikermi two scatters are evident for each variate, and although there is some overlap in proximal breadth between the scatters, there is none in distal breadth. In each individual scatter correlation is positive. Thus, the two forms represented in the sample differ in proportions of their metapodials, and, in fact, of all other long bones studied.

Inferences as to the ecological habitat preference of different forms of *Hipparion* are based on the observed correlation of certain morphological features of these horses and the inferred ecology of the associated fauna. Certain fossil faunal elements, such as deer, pigs, and mastodonts, are usually believed to indicate a sylvan faunal assemblage, and elements such as hypsodont antelopes and gazells, and ostriches to indicate a savanna-steppe assemblage. In some cases these assumptions have been confirmed by finds of fossil plants in the same beds as the animals. On the other hand, there have been doubts expressed as to the reliability of such conclusions about the ecology of fossil animal assemblages, as the fossil fauna does not necessarily correspond to the once living one, due to transportation and mixing (Sondaar 1968). The frequent occurrence of robust, heavily built *Hipparion* with richly plicated enamel and well developed cingular structures in faunas of a sylvan character has long led paleontologists to believe in a real association of these morphological characters with "forest-adaptation" in *Hipparion*. Similar features do, however, also occur in *Hipparion* in typical steppe assemblages. In the steppe faunas, but not in the forest faunas, also occur dwarf forms and forms showing combinations of morphological features which are almost antithetical to those of forest-hipparion, i. e. slim built, simple enamel pattern, and comparatively little developed cingular structures. All these presumably ecologically correlated characters show average differences not only between groups of forms, but also to some degree between local forms of one group, especially in what appears to be a temporal sequence of forms. Thus all forms of *Hipparion* described from geologically early faunas are robust and heavily built, and also have other forest-*Hipparion* characters in common; in fact they are *the* forest-*Hipparion*. In almost all cases the associated fauna indicates forest, and although the early finds are scattered, one cannot but conclude that this is a typical example of geographic and ecological replacement, and that early forest-*Hipparion* consisted of a single, wide-spread, polytypic species. As far as known this early form always occurred alone in the faunas where it has been found. In faunas which are slightly younger and may represent ecologically different facies, judging from the appearance of the horses and from the other faunal elements, two or three forms may occur sympatrically, but between them there are usually characteristic differences in size, proportions, and visual morphology, as already discussed in *Hipparion* from Pikermi and in the steppe and forest-hipparions. In almost all of these faunas there are forms which resemble early forest-*Hipparion*, and share characters in common with the latter, in addition to showing some modernizations, for instance in the

foot and the teeth, which resemble steppe-*Hipparion*. The presumption that these forms represent the direct descendants of early forest-*Hipparion*, with similar adaptations slightly "mordernized", lies close at hand. Steppe-*Hipparion*, of which there are several different local forms, seems to have evolved from early forest-*Hipparion* through intermediate forms, and gradually to have evolved the adaptive features of the steppe forms. As is the case with the early and "modernized" temporal forms of forest-*Hipparion*, these steppe-hipparions seem to form a chrono-cline culminating in some extremely long and slim-legged forms. The early steppe-hipparions may also have been ancestral to the dwarf-hipparions. The forms of the different groups, thus, may be arranged in lineages.

The pattern sketched in the foregoing discussion is roughly the same throughout the known area of distribution of Early Pliocene *Hipparion* in Europe, N. Africa, and the Mid East; much the same pattern can be traced as far east as India and Central Siberia. Pliocene forms known from the Far East, from China and Mongolia, may differ slightly in their closer affinities. In Europe forest-*Hipparion* seems to have continued on in conservative form, probably as late as Middle Pliocene; the dwarf forms and steppe-hipparion were confined to the Lower Pliocene. The evolution of the genus in the Late Pliocene and Early Pleistocene is not well known, due to the geographically scattered and rare finds, but there are indications of polytypic species with wide distribution, for instance in Africa (Boné and Singer 1965). It can of course be maintained that the group similarities, here assumed to have been adaptations significant at the species level, evolved again and again in forms not closely related but occupying similar ecological niches in different faunas. Inherent in this belief is the belief in a lack of interchange between populations and in the strong localization of populations. There probably was some convergent evolution in *Hipparion*, for instance dwarf forms did evolve independently of each other in different parts of the area of distribution of the genus, and steppe-*Hipparion* characters probably evolved independently, for instance in the Mid and Far East. It has been stated that the same species of *Hipparion* cannot have occurred in Europe and Asia because of the marked differences of the faunas of the two continents (Sondaar 1971), and that the morphological similarities thus are due to convergence, but differences in the associated faunas are not necessarily prerequisites for convergence and specific difference of allopatric forms, since subspecies of single species do occur in different faunas. The taxonomical differences between the Early Pliocene European and Asiatic faunas may be apparent, and due to ignorance of local paleontologists of the corresponding taxa in faunas in other parts of Eurasia resulting in splitting, rather than due to parallel evolution. There are no indications that *Hipparion* evolved independently in Europe and Asia. Descriptions of Asiatic materials (Sefve 1927; Gromova 1952; Ozansoy 1965; Forsten 1968; Hussain 1971; Sondaar 1971) do not exclude a relationship, and in some instances they definitely indicate one. It is to be expected that increased geographic distance may result in increased differentiation of the marginal populations, but apparently Early Pliocene *Hipparion* from Turkey, Persia, the countries around the Caspian and Black Seas, Europe, and North Africa formed more or less continuous populations intergrading locally, and, at least at one time, also intergrading with populations as far east as India. Since differentiation did take place, i. e. the rise of steppe-*Hipparion* and the dwarf-forms, there must have been some geographical isolation of populations.

Differentiation in Old World *Hipparion* was adaptive. Long-time evolutionary trends appear to have been absent; for instance, there was no continued trend for increase in crown height, nor were there any continued size-trends. In the Early Pliocene there probably was a short-time trend for decrease in size in some lineages,

culminating in the dwarf-hipparions, and the Early Pleistocene forms were among the largest known, and although early forest-*Hipparion* was comparatively low crowned and the Pleistocene forms were markedly hypsodont, crown height increased at different rates in different lineages and reached maximum values already in some of the dwarf forms. As most morphological features, overall-size and hypsodonty fluctuated checker-board fashion throughout the history of the genus. The rise of the dwarf forms, as well as of the steppe and "modernized" forest-hipparions, is seen as the consequence of the opening up of a new or ineffectively occupied ecological niche, that of the steppe environment. Differentiation, thus, was spread into unoccupied subniches of the adaptive zone of the grazing horses, or episodical and of unknown significance, as the development of the peculiar nasal notch in "*Proboscidipparion*". The segregation of the ectostylid in "*Stylohipparion*" is also regarded as episodical, although probably adaptive, but hardly more than of specific significance since the ectostylid was no new feature in the lowers of *Hipparion*, having been frequent in the early forest forms. Differentiation in the genus was speciation, and it is uncertain whether it reached the sub-generic level.

How is this pattern to be reflected in the classification of *Hipparion*? The usual, but not very fruitful, practice is simply to give every local find its own specific denomination, but this completely muddles the picture. The reasonable solution, it seems, would be to recognize the group similarities between finds, and to classify accordingly. If every local find is to have its own specific name, the groups would have to be classified at least as sub-genera; such a practice, however, would necessitate similar alterations in other genera of orthodox equid taxonomy, and would make taxonomy unnecessarily complicated without contributing anything to our understanding of the interrelationships of the species. A sounder solution would be to classify the groups as polytypic species with local populations differing in both space and time. By such a practice the species would conform to SIMPSON's criteria for a "basic unit in evolution", i. e. "with its own separate and unitary evolutionary role". Also the area of distribution of each species would most probably be more realistic than the point-like distribution of the old, monotypic species. The simplified taxonomy proposed would enhance the dynamic aspect of the species and would better reflect the mode of evolution of *Hipparion* in the Old World.

Summary

There is need for a reevaluation of the systematics of Old World *Hipparion*. The constant description of new species, most of which are certainly synonyms, has proved utterly sterile; it has made taxonomy of the genus top-heavy, without offering any clues as to the interrelationships of these forms. Some possible solutions are here roughly sketched; the group similarities between local finds are emphasized and synonymization is recommended. The recognition of polytypic species in *Hipparion* would do away with the static, local species lacking dimensions in space and time, and would greatly facilitate inferences as to the evolution in the genus.

Zusammenfassung

Neue Systematik und die Klassifikation der altweltlichen Hipparionen

Die Systematik der Gattung *Hipparion* der Alten Welt muß kritisch überprüft werden. Die stetige Beschreibung neuer Arten, von denen die meisten sicherlich Synonyme sind, hat sich als sehr unfruchtbar erwiesen. Sie hat die Taxonomie unübersehbar gemacht, ohne irgendwelche Einblicke in die Verwandtschaft dieser Formen gewährt zu haben. Einige mögliche Lösungen werden hier skizziert, die Gruppenähnlichkeiten lokaler Formen betont, und Synonymierung wird empfohlen. Falls in der Gattung *Hipparion* der polytypische Artbegriff die statische, lokale Art ohne zeitliche und räumliche Ausdehnung ersetzt, würden die Schlußfolgerungen die Evolution der Gattung betreffend in hohem Maße erleichtert.

Literature

Arkell, W. J.; Moy-Thomas, J. A. (1940): Paleontology and the taxonomic problem. In Huxley, J. (edit.): The New Systematics, pp. 395—410. London.

Bone, E. L.; Singer, R. (1965): *Hipparion* from Langebaanweg, Cape Province, and a revision of the genus in Africa. Ann. South African Mus. **48**, pp. 273—397.

Dobzhansky, Th. (1937): Genetics and the origin of species. 1st edition. New York.

Forsten, A. (1968): Revision of the Palearctic Hipparion. Acta Zool. Fennica, **119**, pp. 1—129.

Gromova, V. (1952): Le genre *Hipparion.* Bur. Rech. et Geol., Ann. C. E. D. P., **12**, pp. 1—288. Transl. from Russian, Inst. Paleontol. Acad. Sci. USSR, **36**, pp. 1—478.

Hussain, S. T. (1971): Revision of *Hipparion* (Equidae, Mammalia) from the Siwalik Hills of Pakistan and India. Bayerische Akad. Wiss., Abh. **147**, pp. 1—68.

Huxley, J. (edit.) (1940): The New Systematics. London: Oxford University Press.

Jepsen, G.; Mayr, R.; Simpson, G. G. (edits.) (1949): Genetics, paleontology and evolution. Princeton: Princeton University Press.

Mayr, E. (1942): Systematics and the origin of species. 1st edition. New York: Columbia University Press. 2nd edition. Dover Publications, 1964.

— (1943): Criteria of subspecies, species, and genera in ornithology. Ann. N. Y. Acad. Sci., vol. XLIV, pp. 133—139.

— (1949): Speciation and selection. Proc. Amer. Philos. Soc., **93**,, pp. 514—519.

— (1958): The evolutionary significance of the systematic categories. Systematics of to-day. Uppsala Univ. Årsskrift 1958, **6**, pp. 21—39.

— (1963): Animal species and evolution. Cambridge: Belknap Press of Harvard University Press.

Mayr, E.; Linsley, E. G.; Usinger, R. L. (1953): Methods and Principles of Systematic Zoology. New York: McGraw-Hill Book Company.

Newell, N. D. (1948): Infraspecific categories in invertebrate paleontology. J. Paleontol., **22**, no. 2, pp. 225—232.

Ozansoy, F. (1965): Etude des gisements continentaux et des mammifères du cenozoique de Turquie. Mém. Soc. Géol. France, N. S., vol. XLIV, no. 102, pp. 1—92.

Sefve, I. (1927): Die Hipparionen Nord-Chinas. Paleontologia Sinica, vol. IV, no. 2, pp. 1—91.

Simpson, G. G. (1940): Types in modern taxonomy. Amer. J. Sci., **238**.

— (1943): Criteria for genera, species, and subspecies in zoology and paleozoology. Ann. N. Y. Acad. Sci., vol. XLIV, no. 2, pp. 145—178.

— (1951): The species concept. Evolution, **5**, no. 4, pp. 285—298.

— (1961): Principles of animal Taxonomy. New York: Columbia University Press.

Sondaar, P. Y. (1968): The osteology of the manus of fossil and recent Equidae. Verh. Koninkl. Nederl. Akad. Wetenschappen, Naturk., **25**, no. 1, pp. 1—76.

— (1971): The samos *Hipparion.* Koninkl. Nederl. Akad. Wetenschappen, Proc. vol. **74**, no. 4, pp. 417—441.

Sylvester-Bradley, P. C. (1951): The subspecies in paleontology. Geol. Magazine, vol. LXXXVIII, no. 2, pp. 88—102.

— (edit.) (1956): The species concept in paleontology. Systematic Assoc. Publ. **2**.

Teriaev, V. A. (1936), Le problème de la determination de l'âge des vertébrés en paléontologie. Problems of Paleontology, **1**, résumé pp. 169—177.

Author's address: Dr. Ann Forsten, Zoological Institute at the University of Helsinki, P. Rautatiekatu 13, 00100 Helsinki 10, Finland

The concept of superspecies applied to Eurasiatic Cervidae[1]

By A. C. V. van Bemmel

Rijksmuseum van Natuurlijke Historie, Leiden, Netherlands

Receipt of Ms. 22. 3. 1973

According to E. Mayr (1967) the superspecies can be defined as follows: A superspecies consists of a monophyletic group of totally or essentially allopatric species, differing too much in a morphological respect to be united in one single species. The main character of a superspecies is that geographically it looks essentially like a polytypical species, except that the allopatric populations are so different in morphological or other respects that sexual isolation between these populations can be expected.

If, with this definition in hand, we are looking for superspecies in Cervidae, we will see that the condition of sexual isolation is generally fulfilled as far as populations are concerned, but not concerning individual animals. As a rule the species of Cervidae are interbreeding freely under more or less artificial conditions and in most cases can produce a fertile offspring. That is to say, if they do not differ too much in size, as in that case mating is technically impossible. Different species of Cervidae occurring in the same habitat under natural conditions are, as a rule, of considerable different size. In the case of exceptions to this rule, for instance *Rucervus duvauceli* and *Rusa unicolor* in some parts of India, the species occupy different ecological niches or in some cases a slightly different habitat.

As far as has been investigated now, most Eurasiatic Cervidae show a number of 68 chromosomes (2n). Known exeptions are the Moose (genus *Alces*) *and the* Reindeer (genus *Rangifer*) with 70 chromosomes and hybrids between these two genera and other deer of the same size are unknown. So sexual isolation between populations of Cervidae in nature is present, but the last part of the definition by Mayr "that the allopatric populations are so different in morphological or other respects that sexual isolation between these populations can be expected" is not really fulfilled. Should we stop looking for superspecies in Cervidae for this reason? No one will consider such different forms as European Red Deer, Fallow Deer, Spotted Deer, Hogdeer, Sika Deer, Sambar or Barasingha as members of one and the same polytypical species, just for the reason that these can interbreed freely, for they keep perfectly well isolated in nature. The same holds true in many other families, such as the Anatidae. In Ruminants the same phenomenon is known not only in Cervidae but also in Cavicornia. Members of such Subgenera as *Bos, Bibos, Bison* and *Poëphagus* can interbreed freely and the female offpring at least will prove to be fertile. Hybrids with more than two Subgenera of Bovidae in their ancestry are known. In Antwerp hybrids between Bongo ♂ *(Boöcerus eurycerus)* and Sitatunga ♀ *(Tragelaphus spekei)* could be bred. The offspring, only ♀♀, proved to be fertile with a Sitatunga ♂. Now such hybrids are not known from nature, as the species involved are allopatric or inhabit different habitats. But looking for the concept of superspecies in Cervidae we should not lay stress on the sexual isolation as such.

[1] Vortrag, gehalten 8. Mai 1971, auf dem Symposium über den Begriff Superspecies des Nederlandse Dierkundige Vereniging, Sectie Systematiek, in Amsterdam.

Z. Säugetierkunde 38 (1973) 295—302

ASTM-Coden: ZSAEA 7

Let us consider some examples:

1. *Alces.* Moose are living in the northern belt of Conifer forests in Eurasia and North America. One form is living in the Kaukasus Mountains. As far as the distribution is not continuous, this is either due to the influence of Man and in the case of the Moose in the Kaukasus Mountains to climatic changes during and after the Pleistocene. In literature the European Moose *(Alces alces)* often has been considered a a separate species, differing from the American Moose *(Alces americanus).* Bering Street forms the boundary between these two forms. Sexual isolation is not a good criterium in Cervidae, but hybrids between European and American Moose are fully fertile and moreover the morphological and ethological differences are very slight indeed. So there seems no reason to consider the European and American Moose as separate species, which could be united in a superspecies.

The same holds true for the Reindeer (genus *Rangifer),* living in the arctic belt of tundra. *Rangifer* often is split up in two species and more subspecies have been described than from *Alces,* due to the fact that many of these forms are living on islands in the arctic region. However, there is no good reason to accept more species than only *Rangifer tarandus.*

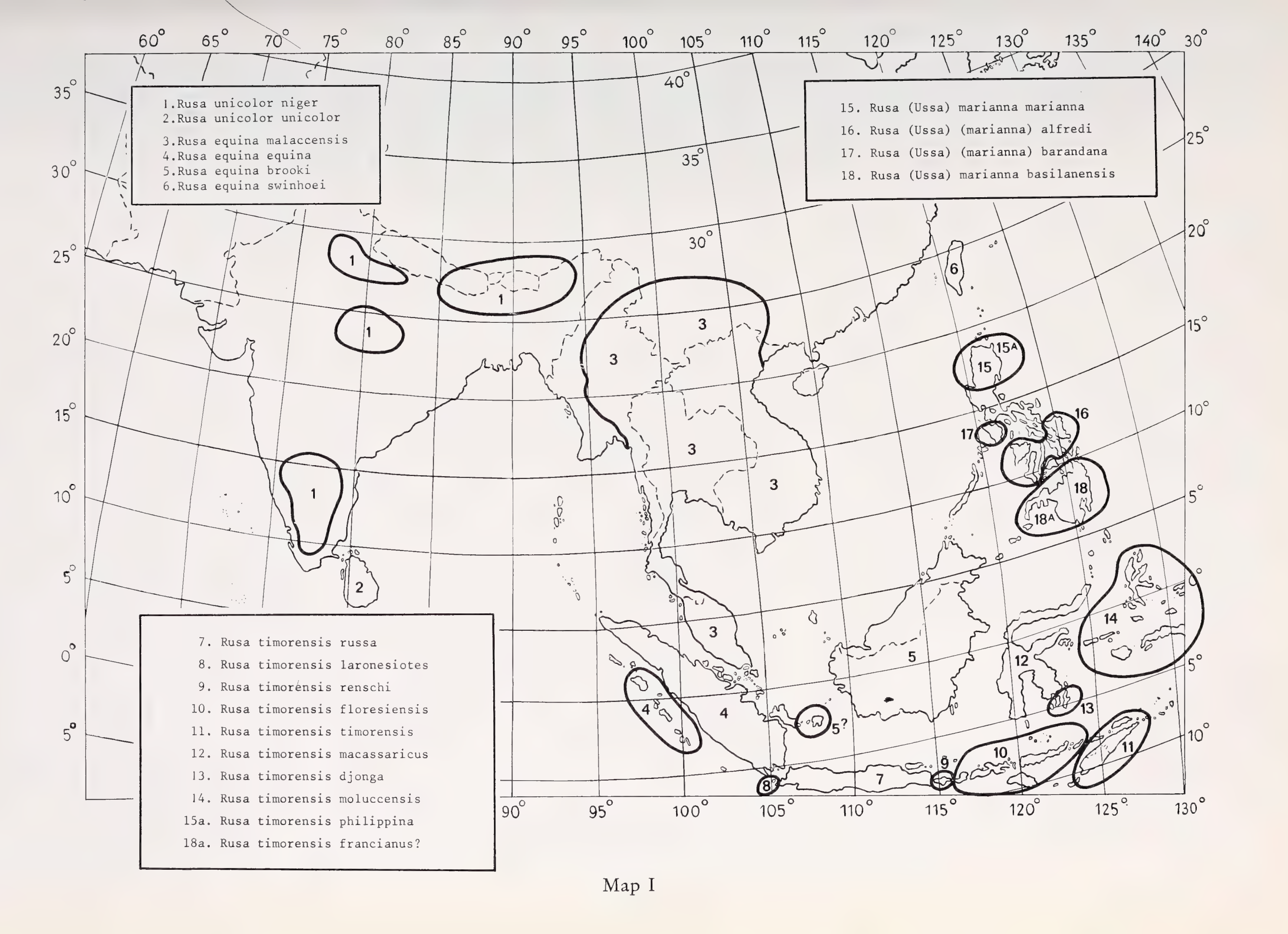
2. *Cervus elaphus.* Red Deer are living in the belt of deciduous forests from Europe through Asia to North America. A single race is still living in N.W. Africa in the Atlas Mountains. The distribution is discontinuous, not only due to human interference, as certainly is the case in Europe and North America, but also to the change of the climate in Central Asia, which has caused large deserts, uninhabitable for deer. Those forms of Red Deer, such as the Hangul (Kashmir), the Schou (Tibet) the Bochara, Isubra and Yarkand Deer which found a refuge in the mountain forests of Central Asia are nearly all threatened by extinction, due to reckless hunting. Most of these forms originally were considered as good species, but during the last decades only two species are recognized by most authors: the Eurasian *Cervus elaphus* and the North American *Cervus canadensis.* But in this case Bering Street cannot be considered as the boundary between the two species, because some subspecies of Red Deer occurring in North East Asia stand closer to the North American Elk or Wapiti. The boundary between the two species, as given by Whitehead (1972, p. 75) seems rather complicated. There is a difference in ethology between the two groups, notably in the voice of the stags in rut, but I have some doubts as to the validity of the species. In New Zealand, where several forms of Red Deer and American Wapiti have been released in full freedom, the animals are interbreeding in such a way that, even considering the feeble sexual isolation in deer in general, it becomes clear that western and eastern Red Deer cannot be considered as different species at all. Even the difference in size between American Wapiti and European Red Deer does not prevent an interbreeding in New Zealand just as could be expected from two subspecies meeting at the verge of their area.

In my opinion there is hardly a reason to retain two species, united in one superspecies.

3. *Rusine Deer.* The group of Rusine Deer occurs at present only in tropical Asia. Once they lived also in Europe during the Upper Pliocene as far as we are able to establish from the insufficient data. Teeth, bones and even antlers are not enough to distinguish between most genera in deer. Roughly four groups can be distinguished in recent times:

a. India, Ceylon. Large, dark coloured deer with dark belly and large, six-tined antlers.

b. Burma, Thailand, Indo-China, Taiwan, Sumatra, Borneo, islands west of Sumatra, Banka, Billiton. Smaller, dark belly, short but heavy antlers, which differ in structure from a. Both a. and b. are forest dwellers.


1. Rusa unicolor niger
2. Rusa unicolor unicolor
3. Rusa equina malaccensis
4. Rusa equina equina
5. Rusa equina brooki
6. Rusa equina swinhoei
15. Rusa (Ussa) marianna marianna
16. Rusa (Ussa) (marianna) alfredi
17. Rusa (Ussa) (marianna) barandana
18. Rusa (Ussa) marianna basilanensis
7. Rusa timorensis russa
8. Rusa timorensis laronesiotes
9. Rusa timorensis renschi
10. Rusa timorensis floresiensis
11. Rusa timorensis timorensis
12. Rusa timorensis macassaricus
13. Rusa timorensis djonga
14. Rusa timorensis moluccensis
15a. Rusa timorensis philippina
18a. Rusa timorensis francianus?

Map I

c. Java, Leser Sunda Islands, Celebes, Moluccan Islands, Luzon, Basilan (?). Smaller than a. and b. Light coloured belly, slender built, more resembling Red Deer. The antlers are long and slender, in structure somewhat resembling a.
d. Philippine Islands. Very small as compared with the others. Antlers in structure resembling b. Dark belly in most forms. The subspecific relations between members of group d. are not very clear and one of the four forms which are recognized at present seems to be rather aberrant. The revision given by Dobroruka (1971) is not definite in every aspect. This author considers group d. to form a separate subgenus *(Ussa)*. In my revision of this group (van Bemmel 1949) the groups b. and c. were treated as separate species. However in this case there seems to be some reason to recognize one superspecies with four (or five?) species.

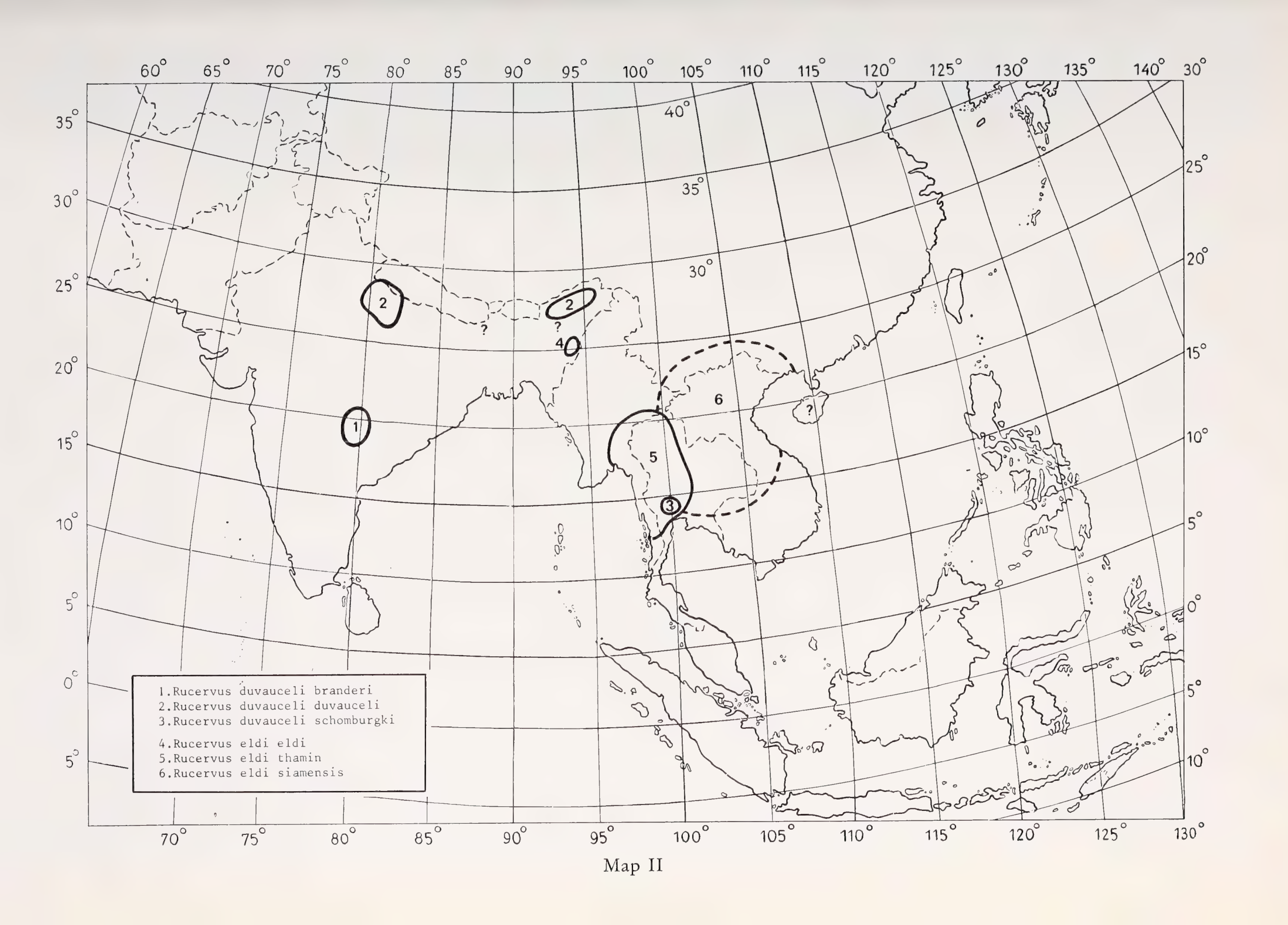
4. *Rucervus.* Within the subgenus *Rucervus* only two species should be recognized. A third one, *Rucervus schomburgki,* was united with *Rucervus duvauceli* for very good reasons by Pohle (1955). An important paper on this form has been written by Erna Mohr (1968). *Rucervus duvauceli schomburgki* can be considered as extinct. The present distribution of *Rucervus duvauceli* cum subspec. and *Rucervus eldi* cum subspec. is not continuous due to human influence. *Rucervus schomburgki* has been extinct due to reckless hunting for the antlers, which were considered to have magic powers. The last true Schomburgks Deer was killed in a temple garden 1938 by two drunken men.

Both species were allopatric, except where the subspecies *Rucervus duvauceli schomburgki* lived within the range of *Rucervus eldi* in Thailand. Both forms had nearly the same size, a feature most uncommon in species of deer occurring in the same region. Originally they were more or less separated ecologically. Schomburgks Deer lived in very wet swamps, Brow-antlered Deer *(R. eldi)* in less wet and somewhat higher areas. This is curious, because the most western form of *Rucervus eldi,* the Manipur Brow-antlered Deer, lives in swamps and even on floating islands of grass. It is hard to say if the situation in Thailand was due to competition between the stronger Schomburgks and the weaker Brow-antlered Deer, the last eventually being driven out of a prefered habitat. Anyway, the extinction of Schomburgks Deer started with the construction of the Siam Railroad. The habitat of Schomburgks Deer got cultivated and large rice-fields came where the deer once roamed. The last remnants of the herds of Schomburgks Deer fled into the habitat of the Brow-antlered Deer and between 1920 and 1930 several Schomburgks stags were seen in the herds of the Brow-antlered Deer. So in a certain way the Schomburgks Deer dissolved in the population of the Brow-antlered Deer.

Could we speak in this case of a superspecies? Not according to the definition by Mayr. But personally I think that, if any, this could be a case of a real superspecies.

5. *Hyelaphus.* Three species can be recognized: the Hogdeer *(Hyelaphus porcinus)* of northern India, Burma, Thailand and Indo-China with two subspecies, an isolated form *(Hyelaphus kuhlii)* on the Island Bawean (Java Sea) and another isolated form *(Hyelaphus calamianensis)* in the Calamian group of islands (Philippines). Interbreeding between common Hogdeer and Bawean Deer has been tried without results, but this is no proof because the Bawean doe that was used in the Amsterdam Zoo, a hand-raised animal, most probably was not behaving normally. In this case there could be reasons to consider all forms of *Hyelaphus* as a superspecies in the sense of Mayr. The relationship of some of these form is proved by the fossil occurrence of a member of the *Hyelaphus* group in Java *(Hyelaphus oppenoorthi;* van Bemmel 1944, 1948 b, 1953).

Applying the concept of the superspecies to the different cases mentioned here is not easy. And this brings us to the question what the reason of the difficulty


1.Rucervus duvauceli branderi
2.Rucervus duvauceli duvauceli
3.Rucervus duvauceli schomburgki
4.Rucervus eldi eldi
5.Rucervus eldi thamin
6.Rucervus eldi siamensis

Map II

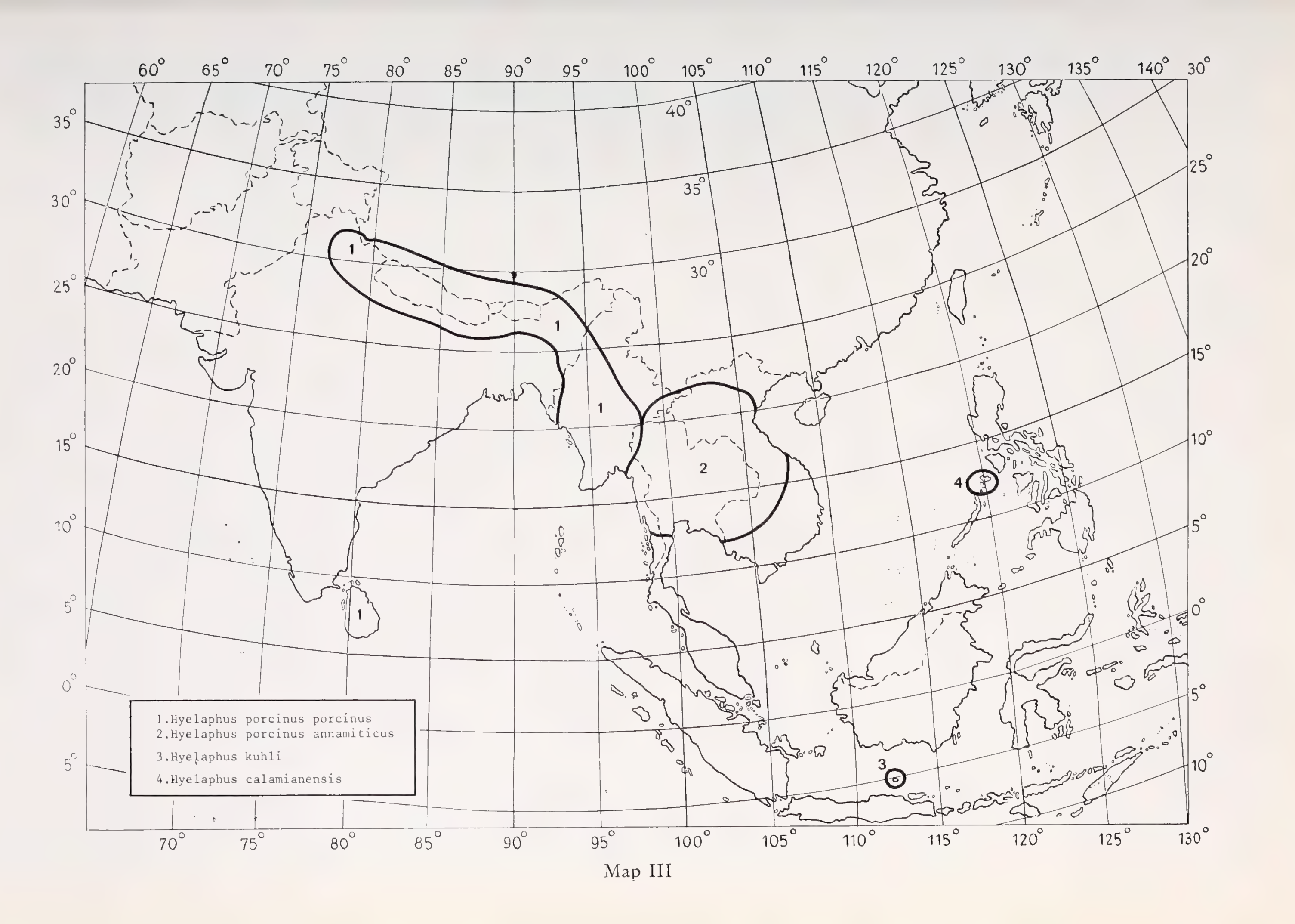
really is. RENSCH developed the concept of the *Rassenkreis* (= MAYR's polytypic species) and *Artenkreis* (= MARY's superspecies) already 1929. These concepts have been most usefull and they are still the foundations of modern systematics. The only weak point in this system is, that in many cases it seems impossible to find where the polytypic species becomes a superspecies. This supposes a break in the evolution of a dynamic complex of populations and lower taxa and ignores the fact that the development of taxa is a very gradual process.

TOXOPEUS (1930) has discussed this question in some length and proposed three systematic concepts which seem to me to be preferable to the terms used by RENSCH and MAYR (VAN BEMMEL 1948 a). In short, TOXOPEUS united the *Rassenkreis* (= polytypic species) and the *Artenkreis* (= superspecies) in one other concept, which he called *species-complex*. The *species-complex* is: "the temporary compound of the local developments of a type of life that constitutes a syngameontic unit of a definite area". "The species-complex, mostly called species, consists of a number of local forms, called subspecies. The subspecies should be defined as a complex of individuals, acting as the local representatives of the species-complex." "If we proceed to compose the subspecies to species-complexes, we will find that always a number of subspecies are more similar inter se, than they are with one or more other subspecies. These similar subspecies are inhabiting always a connected area or ring of islands. This assembly of subspecies, smaller than the species-complex, but composed of the same elements as the species-complex, is called a *grex*. Some subspecies represent the only subspecies of a grex with no immediate relatives. Within the species-complex they have the same rank as a grex of (what TOXOPEUS called) *subtile forms*. Such subspecies are called *gregal form*".

"If two different subspecies of the same species-complex occur together in the same area without interbreeding they should be treated as different species. These two subspecies are not two complexes. But which of the two should be considered then as a different complex, and to which complex all other forms, which up till now were treated as one complex, should be reckoned? The answer is that, though living in the fauna of one area as two different species, both belong to one and the same species-complex. The subspecies is (per def.) the local representative of the species-complex in a certain area and this is true for both of the two subspecies." This phenomenon is called *species-duplex* by TOXOPEUS. Now according to RENSCH, subspecies of the same species should not only represent each other, but also exclude each other geographically. This still holds true, as TOXOPEUS pointed out, but only for subspecies of the same grex. The nomenclatural difficulties arising from this concept can be overcome rather easely, but this would bring us too far and ist not important in this context.

If we now return to the examples of the Cervidae mentioned here, another solution can be given easely and no real difficulties will remain.

Alces alces can be considered as a species-complex with only one grex. There is no good reason to consider the Eurasiatic and American Moose as separate greges. The same holds true for *Rangifer tarandus*. *Cervus elaphus* can be considered as one species-complex, with several greges and possibly some gregal forms, which will not further be discussed here. All Rusine deer recently living in Asia could be considered as belonging to one and the same species-complex, divided in four greges, with the possibility that one of the subspecies in the Philippines *(Rusa alfredi)* should be considered as a gregal form. The subgenus *Ussa*, as proposed by DOBRORUKA, in my opinion should be considered as a grex. According to DOBRORUKA this species complex shows duplicity in some of the Philippine islands, where subspecies belonging to the grex *R. marianna* are living side by side with subspecies belonging to the grex *R. timorensis*. *Rucervus duvauceli* and *Rucervus eldi*, which have been considered as


1.Hyelaphus porcinus porcinus
2.Hyelaphus porcinus annamiticus
3.Hyelaphus kuhli
4.Hyelaphus calamianensis

Map III

good species up till now, should be united in one single species-complex and merely be considered as separate greges, showing duplicity in western Thailand. As for *Hyelaphus* we can consider *Hyelaphus porcinus* cum subspecies as a grex of a species-complex and the deer from Bawean and the Calamian islands as two gregal forms of that same species-complex.

Of course these concepts are all theoretical and their value is only relative. But in my opinion the concepts of Toxopeus represent the dynamic nature of the species as a function of place and time in the best way.

Summary

The concept of the superspecies sensu E. Mayr is applied to several taxa of Eurasiatic deer and compared with the taxonomic concepts as proposed by L. J. Toxopeus. Questions which are difficult to answer if the concept of superspecies is applied can be solved better by using the more dynamic concepts of Toxopeus.

Zusammenfassung

Der Begriff Superspecies angewandt auf eurasische Hirsche

Der Begriff Superspecies sensu E. Mayr wird an Beispielen eurasischer Hirsche besprochen und mit taxonomischen Begriffen, welche von L. J. Toxopeus 1930 vorgeschlagen wurden, verglichen. Daraus wird klar, daß viele Probleme, welche sich bei Anwendung des Begriffes Superspecies auftun, besser und deutlicher gelöst werden können, wenn man sich dem dynamischen Artbegriff Toxopeus' zuwendet.

References

Bemmel, A. C. V. van (1944): The taxonomic position of *Cervus kuhlii* Müll. and Schleg. Treubia hors série, 149—154.
— (1948 a): A faunal list of the birds of the Moluccan Islands. Treubia **19**, 323—402.
— (1948 b): A further note on *Axis (Hyelaphus) kuhlii* (Müll. and Schleg.). Treubia **19**, 404 bis 406.
— (1949): Revision of the Rusine Deer in the Indo- Australian Archipelago. Treubia **20**, 191 bis 262.
— (1953): One of the rarest Deer of the World. Beaufortia **27**, 1—5.
Dobroruka, L. J. (1971): On the identity of *Cervus nigricans* Brooke, 1877, with remarks upon other deer from the Philippines. Zool. Meded. Leiden **45**, 91—97.
Haltenorth, Th.; Trense, W. (1956): Das Großwild der Erde und seine Trophäen. München: Bayer. Landw. Verl.
Hsu, T. C.; Benirschke, K. (1969). An atlas of Mammalian chromosomes. New York: Springer.
Mayr, E. (1967): Artbegriff und Evolution. Hamburg und Berlin: Paul Parey.
Mohr, E. (1968): Haltung und Zucht des Schomburgk-Hirsches, *Rucervus schomburgki* Blyth, 1863. Zool. Garten **36**, 34—57.
Pohle, H. (1955): Über den Status des Schomburgk-Hirsches. Säugetierkunde **20**, 145.
Rensch, B. (1929): Das Prinzip geographischer Rassenkreise und das Problem der Artbildung. Berlin: Borntraeger.
— (1934): Kurze Anweisung für zoologisch-systematische Studien. Leipzig: Ak. Verl.
Toxopeus, L. J. (1930): De soort als functie van plaats en tijd. Amsterdam: Thesis.
Whitehead, G. K. (1972): Deer of the World. London: Constable.

Author's address: Dr. A. C. V. van Bemmel, Spinbollaan 30, Rotterdam 12, Nederland

Zur Kenntnis der Antorbitaldrüsen der Cephalophinae (Bovidae, Mammalia)

Von JOACHIM RICHTER

Aus dem Zentrum der Morphologie (Dr. Senckenbergische Anatomie) der Universität Frankfurt am Main — Direktor: Prof. Dr. D. Starck

Eingang des Ms. 15. 2. 1973

Einleitung

Gegenstand dieser Arbeit ist die mikroskopisch-anatomische Untersuchung der Voraugendrüsen einiger *Cephalophus*-Arten und der Vergleich mit entsprechenden Hautdrüsen bei *Madoqua,* über die bereits berichtet wurde (RICHTER 1971). Das Vorkommen und der äußere Aspekt dieser Drüsen wurden schon im vorigen Jahrhundert mehrfach beschrieben (OGILBY 1836; OWEN 1836 und 1868; HODGSON 1849). Eine ausführliche Übersicht gaben POCOCK (1910) und SCHAFFER (1940). Eine Mitteilung über die Bedeutung der Voraugendrüsen von *Cephalophus monticola maxwelli* für die Territoriumsmarkierung veröffentlichte RAHM (1960).

POCOCK (1910) hob hervor, daß Voraugendrüsen bei allen *Cephalophus*-Arten vorkommen. Sie sind stets groß, oval, und weiter rostral gelegen als bei Antilopen. Als chakteristisch ist anzusehen, daß es über der Drüse keine einzelne trichterartige Einsenkung der Haut gibt, sondern daß die Drüsen mit einer Reihe von Poren ausmünden, die auf einem schmalen nackten Hautstreifen angeordnet sind. Dadurch unterscheiden sich die Voraugendrüsen der Ducker von denen aller anderen Ruminantier. Diese Auffassung wird von SCHAFFER (1940) und HALTENORTH (1963) voll bestätigt. Es erscheint mir allerdings nicht notwendig, die geringe Verschiedenheit der Lage zum Anlaß zu nehmen, die Voraugendrüsen bei *Cephalophus* als „Maxillardrüsen“ zu bezeichnen, wie SCHAFFER (1940) dies auf Grund älterer Beschreibungen tat.

Histologische Untersuchungen liegen vor von WEBER (1888) an *Cephalophus pygmaeus,* BRINKMANN (1911) an *Cephalophus pygmaeus, ogilbyi* und *melanorheus* und SCHAFFER (1940) an *Cephalophus maxwelli* und *Sylvicapra grimmia.* Da diese Befunde zum Teil an schlecht erhaltenem Material erhoben wurden und mir außerdem Voraugendrüsen der noch nicht untersuchten Species *Cephalophus silvicultor silvicultor* zur Verfügung standen, hielt ich es für gerechtfertigt, eine Nachprüfung und Ergänzung vorzunehmen. An Hand der Ergebnisse soll die von SCHAFFER (1924) vorgeschlagene Einteilung der Hautdrüsen im lichtmikroskopischen Bereich überprüft werden.

Material und Methode

Zur makroskopischen Beurteilung standen mir formolfixierte Köpfe von *Sylvicapra grimmia abyssinica* Thomas. 1892 juv. ♀ und *Cephalophus monticola maxwelli* (Hamilton Smith, 1827) ♂ zur Verfügung. Der histologischen Bearbeitung liegen Schnittserien und Einzelschnitte der Voraugendrüsen folgender Arten zugrunde:

1. *Cephalophus monticola maxwelli* (Hamilton Smith, 1827) aus Liberia, ♀. Zwei Drüsen von verschiedenen Tieren. Fixation in Formol, zum Teil Nachfixierung in Osmiumtetroxid, Einbettung in Paraplast und Epon 812, Herstellung von Paraffinschnitten 8 μ,

Z. Säugetierkunde 38 (1973) 303—313

ASTM-Coden: ZSAEA 7

Semidünnschnitten 1 μ. Färbung mit Hämatoxylin-Eosin, Azan, nach Goldner, Toluidinblau. Anfertigung von Gefrierschnitten, Färbung mit Sudanschwarz B bzw. Sudan III und Gegenfärbung mit Hämatoxylin.

2. *Cephalophus ogilbyi brookei* Thomas, 1903, ♀ aus Peloken/Liberia. Eine Drüse, Fixation in Formol, Aufbewahrung in 70%igem Alkohol. Einbettung in Paraplast, Schnitte 8—12 μ, Färbung mit Hämatoxylin-Eosin und nach Goldner.
3. *Cephalophus silvicultor silvicultor* (Afzelius, 1815), ♀. Zwei Drüsen vom gleichen Tier, Fixation in Formol und Bouin, Einbettung in Paraplast. Schnitte 18—15 μ, Färbungen mit Hämatoxylin-Eosin, Azan, nach Goldner, zum Teil Gefrierschnitte 40 μ dick, Färbung mit Sudanschwarz B, Sudan III und Gegenfärbung mit Hämatoxylin. Bleichung des enthaltenen Pigments mit Wasserstoffsuperoxyd (3%ig) unter Zusatz von 1% sek. Natriumphosphat.
4. *Sylvicapra grimmia abyssinica* (Thomas, 1892) ♀, aus Abessinien. Zwei Drüsen, Fixation Bouin, Einbettung Paraffin, Längsschnittserien 12 μ, Färbungen Hämatoxylin-Eosin, Azan, Htx.-Pikroindigocarmin, nach Goldner, Htx.-van Gieson, Versilberung nach Gomori.

Den Herren Prof. Dr. D. Starck und Prof. Dr. H.-J. Kuhn, Frankfurt, danke ich herzlich für die freundliche Überlassung von Schnittserien und fixiertem Material. Fräulein I. Moser und Fräulein U. Welpe danke ich für gewissenhafte technische Assistenz.

Makroskopische Befunde

Bei *Cephalophus monticola maxwelli* ♂ wölbt sich die Drüse auffallend stark vor. Die Haut darüber ist bis auf einen 25 mm langen unbehaarten „Drüsenstreifen", der nach dorsal konvex gekrümmt verläuft, mit stärkeren, dunkleren und längeren Haaren besetzt als die Umgebung (Abb. 1). Der äußere Anblick einer solchen Drüse wäre mit dem eines geschlossenen zweiten Auges vergleichbar, und in der Tat nennen afrikanische Jäger das Tier mitunter „four-eye" (Kuhn, mündliche Mitteilung). Auf dem nackten Hautstreifen befinden sich ca. 16–20 Gruppen kleiner Poren. Bei Lupenbetrachtung zeigt sich, daß immer jeweils drei der feinen Poren in dorsoventraler Richtung beieinander liegen, und zwar so eng, daß eine solche Gruppe von Öffnungen bei oberflächlicher Betrachtung wie eine einzige Öffnung erscheint. Die mittlere Öffnung ist zumeist größer als die beiden seitlichen. Beim Herauspräparieren der 45 mm langen, 30 mm breiten und maximal 14 mm dicken Drüse findet man die Kapsel des Organs außerordentlich fest mit dem Periost des Schädels verwachsen.

Bei einem weiblichen Jungtier von *Sylvicapra grimmia abyssinica* liegt die Drüse an der gleichen Stelle, ist jedoch äußerlich kaum erkennbar. Erst wenn man das bei diesem Tier längere Fell des Kopfes zur Seite streicht, entdeckt man auch hier einen 15 mm langen unbehaarten, gerade verlaufenden Streifen, auf dem ca.

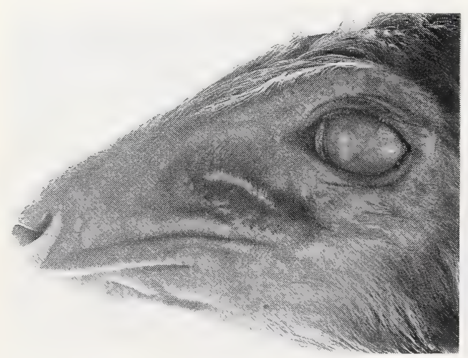




Abb. 1. Köpfe von *Cephalophus monticola maxwelli* ♂ *(links)* und *Cephalophus silvicultor silvicultor* ♂ *(rechts).* Beachte die Größe der Antorbitaldrüsen und die Porenrinne

15 Gruppen von Poren münden. Fotografien adulter Tiere zeigen jedoch ähnliche Verhältnisse wie bei *Cephalophus monticola maxwelli.*

Der Gelbrückenducker *(Cephalophus silvicultor)* ♂ besitzt mit 70 mm Länge, 42 mm Breite und 20 mm Dicke die größte Antorbitaldrüse, die sich ebenfalls stark vorwölbt. Die Behaarung über dem Organ weicht hier nicht von der Umgebung ab. Ein 1–2 mm breiter haarloser Streifen von 50 mm Länge, nahezu gerade verlaufend, trägt zwischen 16 und 20 Gruppen von Poren. Die erhebliche Ausdehnung des Drüsenorgans wird am Bild eines Schädels deutlich: eine entsprechende große Impression erstreckt sich über die Maxilla, das Os lacrimale und auch das Os nasale (Abb. 2).

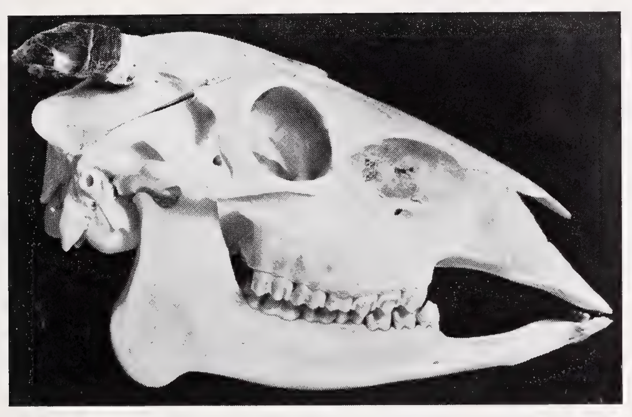


Abb. 2. Schädel von *Cephalophus silvicultor silvicultor* ♂. Eine ausgedehnte Impression zeigt Lage und Größe der Antorbitaldrüse an

Von *Cephalophus ogilbyi* stand nur eine bereits herauspräparierte Drüse eines weiblichen Exemplars zur Verfügung, die in Größe, Form und Anlage des Drüsenstreifens der des Maxwellduckers ähnelte.

Längsschnitte durch die frischen Organe ermöglichen eine Orientierung über den groben Aufbau und die Pigmentierung. Es ist zunächst festzustellen, daß alle untersuchten Drüsen eine helle Außenzone aufweisen, wie sie auch bei *Madoqua* beschrieben wurde. Der zentrale Drüsenanteil ist dagegen uneinheitlich pigmentiert. Bei *Ceph. silvicultor* erscheint er völlig schwarz, bei *Sylvicapra* mit ziemlich scharfer Grenze in einen hellen und schwarzen Bezirk geteilt, bei *Cephalophus monticola* und *Ceph. ogilbyi* dagegen ist er hell und kaum von der peripheren Zone abzugrenzen. Dieser Befund überrascht deshalb, weil von früheren Untersuchern stets von „schwarzer Marksubstanz“ beziehungsweise Pigmentierung der zentralen Drüsenanteile berichtet wurde.

Mikroskopische Befunde

Cephalophus monticola maxwelli

An Längs- und Querschnitten durch Antorbitaldrüsen, die jeweils Porengruppen in den „Drüsenstreifen“ treffen, erkennt man, daß es sich ähnlich wie bei den vergleichbaren Drüsen von *Madoqua* um Organe handelt, die aus verschiedenen sezernierenden Anteilen bestehen und von einer bindegewebigen Kapsel umhüllt werden (Abb. 3). Die Epidermis ist sehr schwach verhornt und weist im Stratum basale einzelne Pigmentkörnchen auf. Im Bereich der Porenrinne ist sie fast unbehaart und

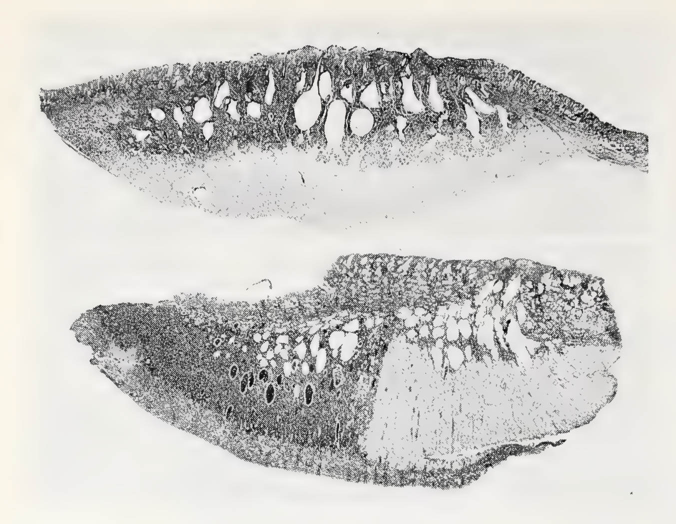


Abb. 3 und 4. Längsschnitte durch Antorbitaldrüsen — *Oben: Cephalophus monticola maxwelli* ♂, Färbung: Goldner, vergr. 2× — *Unten: Sylvicapra grimmia abyssinica* ♂, Färbung: Goldner, vergr. 3×

etwas dicker als in der Umgebung. Nur hier sind niedrige Coriumpapillen ausgebildet. Dort senkt sich die Epidermis zu Gruppen von jeweils drei in dorsoventraler Richtung nebeneinanderliegenden Gängen ein. Gelegentlich ist der Zusammenhang solcher Mündungen mit Haarbälgen erkennbar. Es ist zu vermuten, daß im anderen Falle die Haare primär ebenfalls vorhanden waren. Alle Ausführungsgänge sind 2—3 mm unterhalb der Epidermis zu Zisternen mit einem Durchmesser von ca. 2 mm und einer Länge bis zu 4 mm erweitert (Abb. 3).

Jeweils in die mittlere Zisterne münden in der Tiefe von allen Seiten verzweigte polyptyche, holokrin sezernierende Drüsen ein, die in ihrer Gesamtheit den zentralen Anteil des Organs darstellen (Abb. 6). Es ist bemerkenswert, daß weder in den abgerundeten bis gelappten Endkolben, noch in dem lipidhaltigen Sekret innerhalb der Zisternen Spuren von Pigment nachweisbar sind. Obwohl diese Drüsen eine gewisse Ähnlichkeit mit Talgdrüsen haben, unterscheiden sie sich beträchtlich von den epidermisnahen Haarbalgtalgdrüsen: die peripher gelegene Matrix von Ersatzzellen ist mehrschichtig und liegt den Endkolben im Schnitt halbmondförmig auf. Sie besteht aus großen polygonalen Zellen, die sich auffällig stark mit Eosin anfärben lassen. An Gefrierschnitten durchgeführte Färbungen mit Sudan III sowie Osmierung lassen erkennen, daß Lipide in diesen peripheren Zellen nur ganz vereinzelt in Form kleinster Tröpfchen vorkommen (Abb. 7). Daneben lassen sich nach Osmierung an Semidünnschnitten Vakuolen nachweisen, die von einem Saum osmiophiler Substanz umgeben sind und teilweise im Innern auch einen schwächer osmiophilen Tropfen enthalten. Es ist naheliegend, daß in solche Vakuolen Lipide abgegeben werden, denn zum Zentrum des Endkolbens hin nimmt die Zahl der optisch leeren Vakuolen rasch ab und es treten Lipidtropfen auf, die sogar die Größe von Zellkernen erreichen. Sie umgeben stets rosettenartig den Zellkern (Abb. 8). Das Zytoplasma solcher lipidreicher Zellen erscheint an osmierten Präparaten wesentlich dunkler als das der peripheren Zellen.

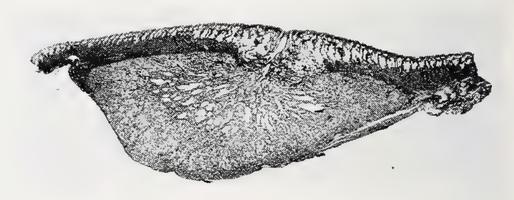


Abb. 5. Querschnitt durch eine Antorbitaldrüse von *Cephalophus ogilbyi brookei* ♀. Färbung: Goldner, vergr. 2×

An den Semidünnschnitten fallen zwischen den Matrixzellen deutliche Interzellularräume auf, deren Begrenzung bei stärkster Vergrößerung fein gezähnt erscheint (Abb. 8). Ich glaube, hier ein Äquivalent für die von Schäfer (1923, 1940) beschriebenen sogenannten „holomerokrinen“ Drüsen gefunden zu haben. Schäfer war der Ansicht, daß die äußeren Zell-

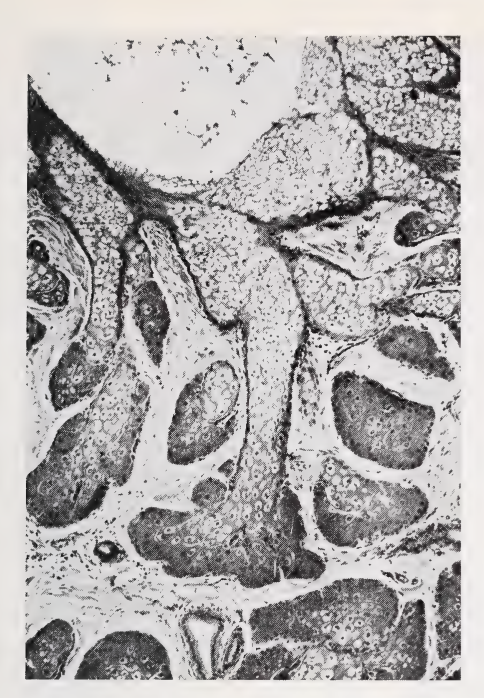


Abb. 6. Cephalophus monticola maxwelli ♂. Endstücke des zentralen Drüsenanteils mit holokriner Sekretion. Die Zellen enthalten kein Pigment. Färbung: H.-E., vergr. 63×

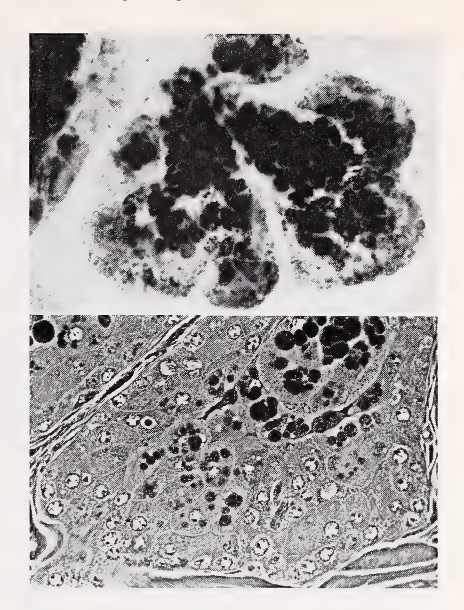


Abb. 7. Cephalophus monticola maxwelli ♂ — *Oben:* Fetttröpfchen in den Zellen zweier Endstücke des zentralen Drüsenanteils. Färbung: Htx.-Sudan III, vergr. 95 × — *Unten:* Semidünnschnitt eines ähnlichen Endstücks nach Osmierung. Beachte die Anordnung der Lipidtropfen und die Interzellularräume. Phasenkontrast, vergr. 240×

schichten nach merokrinem Sekretionsmechanismus ein dünnflüssiges Sekret in interzelluläre Sekretkapillaren abgäben. Es wird zu diskutieren sein, ob diese Vermutung heute noch haltbar ist.

In die beiden jeweils dorsal und ventral gelegenen Ausführungsgänge münden erstens epidermisnahe Talgdrüsen und zweitens Zisternen, die sich durch den Wandbau und den Lumeninhalt von den mittelständigen unterscheiden: ist bei den zentralen Erweiterungen das auskleidende Epithel mehrschichtig und abgeplattet, der Inhalt lipidhaltig und körnig, so besteht die Auskleidung hier aus einem einschichtigen isoprismatischen Epithel. Der Inhalt ist homogen und fettfrei. Es handelt sich um Ausführungsgänge von aufgeknäuelten tubulösen Drüsen, die in ihrer Gesamtheit den zentralen Anteil von allen Seiten bis an den Drüsenstreifen heran umgeben. Wie bei den Antorbitaldrüsen von *Madoqua* wird die am frischen Schnitt erkennbare weiße Außenzone von solchen Schlauchdrüsen gebildet.

Das sezernierende Epithel der Tubuli ist bei den untersuchten Drüsen zumeist isoprismatisch. Die selteneren mehr hochprismatischen Zellen lassen Zeichen der apokrinen Sekretion erkennen: teilweise abgeschnürte sehr helle apikale Protrusionen ragen gegen das Lumen vor. Das Sekret im Tubuluslumen färbt sich homogen an und reagiert stark PAS-positiv. Wahrscheinlich sind die Tubuli unverzweigt.

In der Nähe beider Arten von Ausführungsgängen liegen häufig zirkuläre Ansammlungen lymphatischen Gewebes, wie dies schon für *Rhynchotragus* beschrieben wurde (Richter 1971). Es bleibt noch zu erwähnen, daß in die Haarbälge der Haut neben dem „Drüsenstreifen" zahlreiche Talgdrüsen und einzelne oberflächlich gelegene apokrine Schlauchdrüsen münden. Auch Musculi arrectores pilorum sind vorhanden.

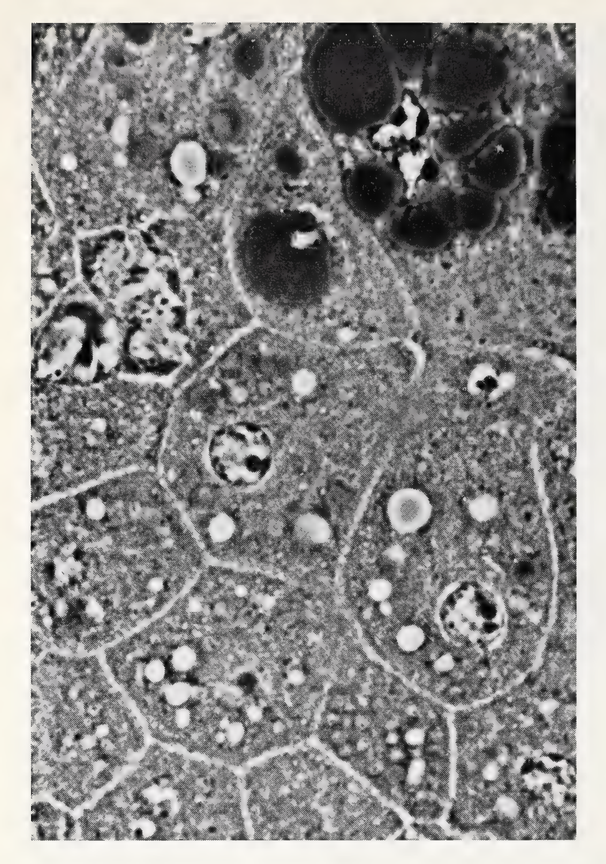


Abb. 8. Cephalophus monticola maxwelli ♂, gleiches Präparat wie Abb. 7. In den peripheren Drüsenzellen Vakuolen ohne osmiophile Substanz, im Bild oben die rosettenartig angeordneten Lipidtropfen. Die Begrenzung der Interzellularräume erscheint gezähnelt. Phasenkontrast, vergr. 1200×

Cephalophus ogilbyi brookei

Die einzige von dieser Species zur Verfügung stehende Drüse wurde von Querschnitten untersucht (Abb. 5) und stimmt im grundsätzlichen Aufbau mit der Voraugendrüse des Maxwellduckers überein. Der ebenfalls völlig unpigmentierte zentrale Drüsenanteil ist schwächer ausgebildet als bei *Ceph. monticola maxwelli*, die Endkolben sind weniger zahlreich, kleiner und lassen sich von Haarbalgtalgdrüsen bestenfalls durch die stärkere Anfärbbarkeit mit Eosin unterscheiden. In die dorsal und ventral in den Porengruppen gelegenen Ausführungsgänge münden hier auch subepidermale Talgdrüsen. Die Tubuli der peripheren apokrinen Drüsen sind zwar sekretgefüllt, jedoch sind die Drüsenepithelzellen überwiegend stark abgeplattet. Zwischen Basalmembran und Drüsenepithel sind Myoepithelialzellen nachweisbar.

Cephalophus silvicultor silvicultor

An der Antorbitaldrüse des Gelbrückenduckers konnte beim Herauspräparieren nur die Haut im Bereich des Porenstreifens erhalten werden. In diesem Bereich liegt im Stratum reticulare des Coriums eine bis zu 5 mm dicke Ansammlung stark verzweigter echter Talgdrüsen, die in alle drei Ausführungsgänge einer Porengruppe münden. In die Masse der Talgdrüsen eingeschlossen findet man auch einzelne Zelltubuli mit apokriner Sekretion, die vermutlich in Haarbälge der Haut neben den unbehaarten Drüsenstreifen münden.

Die Marksubstanz des Organs besteht zu gleichen Teilen aus mäßig geschlängelten Tubuli, die von einem einschichtigen abgeplatteten Epithel ausgekleidet werden, und aus weit verzweigten polyptychen Pigmentdrüsen. Ihre massiven Endstücke werden aufgebaut aus polygonalen Zellen mit großen runden Kernen, die einen oder mehrere große Nucleolen besitzen. In das Zytoplasma eingelagert findet man reichlich Körnchen eines braunschwarzen Pigments, wahrscheinlich Melanin; Lipidtropfen fehlen hier fast völlig (Abb. 9). Die Zellen behalten dieses Aussehen bis in die zunächst massiven Ausführungsgänge. Dort erst kommt es zur Kernpyknose, zur Verklumpung des eingelagerten Pigments und zu Veränderungen des Zytoplasmas, die sich durch eine ausgeprägte Eosinophilie bemerkbar machen. In diesem Bereich des Ausführungs-

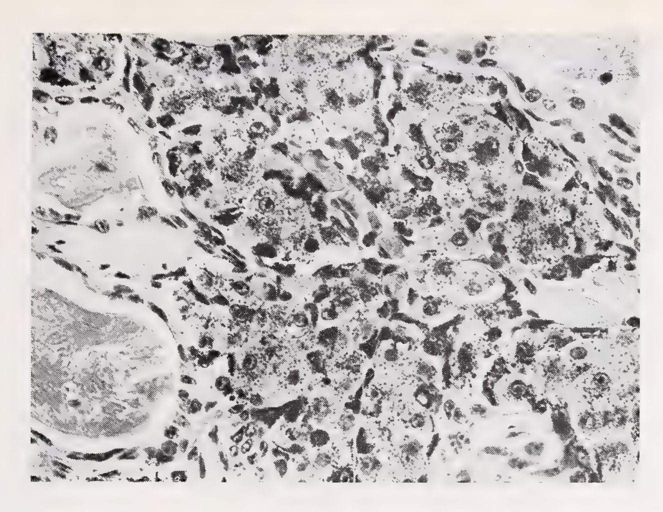


Abb. 9. Cephalophus silvicultor silvicultor ♂. Endstücke des pigmentierten zentralen Anteils. Daneben Ausführungsgänge der peripheren Schlauchdrüsen. Färbung: H.-E., vergr. 250×

gangsystems treten durch Zellabstoßung und -zerfall schließlich Hohlräume auf, die zum Teil mit dem dann schwarzen und bröckeligen Sekret erfüllt sind. Es bleibt zu erwähnen, daß Melanocyten an der Peripherie der Endkolben nachweisbar sind. Das Sekret innerhalb der Ausführungsgänge färbt sich nur schwach mit Sudanschwarz B oder Sudan III an. Die umhüllende Schicht apokriner Drüsentubuli läßt Zeichen lebhafter Sekretionstätigkeit erkennen. Die Kanälchen setzen sich in die die Markzone der Drüse durchziehenden Ausführungsgänge fort.

Sylvicapra grimmia abyssinica

Die Antorbitaldrüsen von *Sylvicapra* weisen eine derart komplizierte Struktur auf, daß mehrere Fragen an dem vorhandenen Material nicht befriedigend geklärt werden konnten. Unter der stark pigmentierten Epidermis liegen im Stratum reticulare des Coriums zahlreiche an Haarbälge gebundene Talgdrüsen, die als Besonderheit in ihrer einschichtigen Matrixzellschicht reichlich dunkelbraune Pigmentkörnchen enthalten, und zwar um so mehr, je tiefer sie reichen. Dementsprechend verändert sich die Farbe ihres in den Ausführungsgängen liegenden Sekrets zunehmend nach braunschwarz. Auf Grund der Bleichbarkeit mit Wasserstoffsuperoxyd und der starken Argentaffinität der Pigmentkörnchen besteht kaum Zweifel, daß es sich um Melanin handelt.

Darunter folgt wie bei den anderen untersuchten Drüsenorganen eine Mantelschicht tubulöser Drüsen, die von einem iso- bis hochprismatischen Epithel ausgekleidet werden. Gelegentlich sind Anzeichen apokriner Sekretabgabe zu erkennen. Zwischen Drüsenepithel und Basalmembran findet man vereinzelt Epithelmuskelzellen. Die Tubuluslumen sind entweder mit einer homogenen Masse oder mit kugeligen Tröpfchen gefüllt. — Als weitere Besonderheit der Antorbitaldrüse von *Sylvicapra* folgt unter den apokrinen Schlauchdrüsen eine weitere Schicht von stark melaninbeladenen Talgdrüsen, die ebenfalls die noch zu besprechende Markzone des Organs umhüllt. Die Ausführungsgänge dieser Drüsen durchlaufen teilweise den zentralen Abschnitt.

Wie schon makroskopisch an einem Schnitt durch eine frische Drüse erkennbar, besteht die Markzone aus zwei verschieden gefärbten Anteilen, und dies ist die dritte

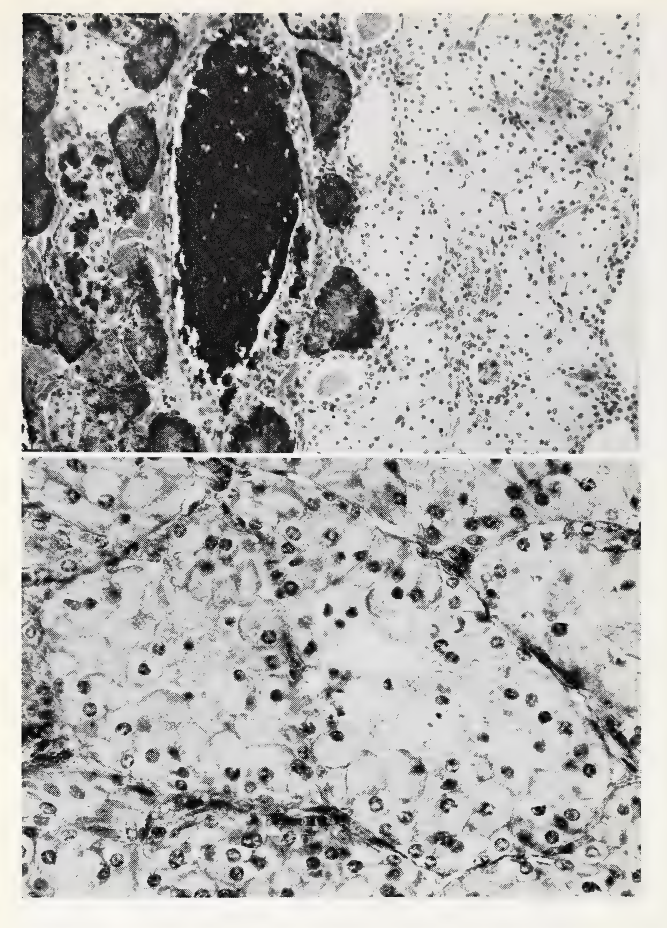


Abb. 10. Sylvicapra grimmia abyssinica ♂ — *Oben:* Grenzzone zwischen pigmentiertem und hellem Bezirk des zentralen Drüsenanteils. Färbung: Htx.-Pikroindigocarmin, vergr. 100× — *Unten:* Einige Endstücke des hellen Anteils; rechts ist ein Lumen sichtbar. Färbung: Htx-Pikroindigocarmin, vergr. 250×

Besonderheit. Beidesmal handelt es sich um polyptyche Drüsen. Der caudale Abschnitt ist fast völlig unpigmentiert und mit nahezu scharfer Grenze gegen einen rostralen Drüsenbezirk abgesetzt, dessen Endstücke mit Melanin sehr reichlich beladen sind (Abb. 10 oben). Der helle Anteil besteht aus dicht gepackten, unregelmäßig geformten massiven Drüsenendstücken, die durch schmale Bindegewebssepten voneinander getrennt werden. Die Endstücke enthalten große polygonale Zellen, deren runde Kerne zum Teil mehrere Nucleolen aufweisen. Zellgrenzen sind deutlich zu erkennen. Vakuolen, die Lipide enthalten haben könnten, sind ebenfalls im Zentrum der Endstücke zu sehen. Dort erkennt man öfters, daß einzelne Zellen unter den Zeichen der Karyolyse und Karyorhexis zugrunde gehen. Durch Dehiszenz und Nekrobiose entstehen so in manchen Endstücken kleine Lumina (Abb. 10 unten).
Die Frage nach den Ausführungsgängen dieser Endstücke kann nicht völlig sicher beantwortet werden. Wenn man nämlich nur kleine Bezirke innerhalb dieses Drüsenanteils absucht, findet man keine für holokrine Drüsen typische Ausführgänge. Erst wenn man mehrere hundert Endstücke genauer durchmustert, kann man vereinzelt sehr dünne „Stiele" erkennen, an denen die Endstücke beerenartig hängen. Sie münden in die Ausführgänge der melaninhaltigen Talgdrüsenschicht, die die helle Zone gestreckt verlaufend durchziehen. Daraus erklärt sich, daß einzelne Zellen innerhalb der hellen Endstücke Melaningranula enthalten können, denn bei einem Rückstau könnte melaninhaltiges Sekret dorthin gelangt sein und (vermutlich von Makrophagen) aufgenommen worden sein.
Querschnitte der dünnen „Stiele" liegen ziemlich versteckt zwischen den Endstücken. Ganz selten ist ein Lumen sichtbar. Es handelt sich bei diesem Drüsenabschnitt also um polyptyche Drüsen mit holokriner Sekretion, die ein lipidarmes, wahrscheinlich dünnflüssiges Sekret durch sehr enge, vielleicht nur vorübergehend offene Ausfüh-

rungssysteme abgeben. SCHAFFER (1923 und 1940) bezeichnete solche Drüsen als „hepatoid“ und war der Ansicht, sie müßten merokrin sezernieren.

In dem auch makroskopisch schwarz erscheinenden Anteil der Markzone sind stark melaninhaltige Endstücke zu sehen, die nicht ganz so gedrängt angeordnet sind wie die des hellen Abschnittes. Sie münden ebenfalls in die Ausführungsgänge der daruntergelegenen Talgdrüsenschicht. Der Sekretionsmodus ist eindeutig holokrin, das Sekret tiefschwarz und bröckelig. Auch hier kommen zisternenartige Erweiterungen der Ausführungsgänge vor.

Die Mantelschicht der apokrinen Schlauchdrüsen entsendet ihre verzweigten Ausführungsgänge durch beide Anteile der Markzone hindurch zur Oberfläche.

Diskussion

Die Antorbitaldrüsen der untersuchten Cephalophinae sind zum Teil sehr kompliziert zusammengesetzte Organe, die sich durch die Art der Ausmündung, die inkonstante Pigmentierung und die Art der Zusammensetzung aus verschiedenen Anteilen von entsprechenden Drüsen bei *Madoqua* (RICHTER 1971) unterscheiden. Auch bestehen innerhalb der Gattung *Cephalophus* viel größere Unterschiede als bei den einheitlich gebauten Antorbitalorganen von *Madoqua*. Dies betrifft vor allem die Pigmentierung der Markzone. Das Fehlen von Melanin bei *Cephalophus monticola maxwelli* und *Cephalophus ogilbyi brookei* läßt vermuten, daß die Pigmentierung für die Funktion als Duftorgan von geringer Bedeutung ist.

Die systematische Abtrennung der Gattung *Sylvicapra*, die durch ökologische Besonderheiten (Busch- und Steppenbewohner im Gegensatz zu den waldlebenden *Cephalophus*-Arten) und die Form der Hörner begründet ist, wird durch den besonders komplizierten Bau der Antorbitaldrüse unterstrichen.

Das Vorkommen von massiven Drüsenendstücken, die völlig anders gebaut sind als übliche Talgdrüsenendkolben, gibt Veranlassung, die von SCHAFFER (1924) vorgeschlagene Einteilung der Hautdrüsen erneut zu diskutieren. SCHAFFER verwandte als Einteilungskriterium zunächst die Anzahl der Zellschichten des sezernierenden Epithels. Er stellte Drüsen mit einfacher Lage des absondernden Epithels als monoptyche den polyptychen Drüsen gegenüber und vervollständigte dieses Schema durch eine Aussage über die Art der Sekretabgabe:

I. monoptyche Drüsen
   a. apokrin
   b. ekkrin
II. polyptyche Drüsen
   a. holokrin
   b. merokrin
   c. mero-holokrin

Es stellt sich dabei die Frage, ob es tatsächlich polyptyche Drüsen gibt, die nach merokrinem Modus sezernieren.

SCHAFFER (1923) hatte bei der Untersuchung der Circumanaldrüse des Hundes einen neuen Drüsentyp beschrieben. Die Endstücke dieser Drüse waren früher für Talgdrüsen gehalten worden, unterschieden sich von diesen aber durch die auffallende Größe der polyedrischen Zellen, deren starke Anfärbbarkeit zum Beispiel mit Eosin, das Vorkommen von Interzellularspalten, das Fehlen nennenswerter Mengen von Lipiden in den Zellen und das Fehlen einer einschichtigen Matrix von Ersatzzellen an der Peripherie der Endstücke. SCHAFFER war der Ansicht, diese Drüsen sonderten nach merokrinem Mechanismus ein dünnflüssiges Sekret in interzelluläre Sekretkapillaren ab. Wegen der Ähnlichkeit mit Leberzellen nannte er diese Drüsen

„hepatoid". Er beschrieb später auch Mischformen mit „hepatoider" Außen- und holokriner Innenzone. Ähnliche Drüsentypen fanden Krölling (1930, 1932) in den Inguinalorganen der Gazellen und der Nasenrückendrüse des Wasserschweins sowie Ortmann (1960) in der Analregion von Caniden.

Die Drüsen in der Markzone des Antorbitalorgans von *Cephalophus monticola maxwelli* sind mit den „holomerokrinen" Drüsen Schaffers vergleichbar. An Semidünnschnitten deutlich nachweisbare Interzellularräume dürfen jedoch meines Erachtens nicht als Sekretkapillaren gedeutet werden. Elektronenmikroskopische Untersuchungen von Talgdrüsen haben nämlich gezeigt, daß Interzellularräume, in die Mikrovilli der angrenzenden Zellen hineinragen, typisch sind für echte Talgdrüsen. Sie dienen wahrscheinlich der Verbesserung des Stofftransports zu den im Innern der Endkolben gelegenen Zellen.

Die Endstücke des hellen Markanteils von *Sylvicapra grimmia abyssinica* entsprechen voll der Beschreibung der rein „hepatoiden" Drüsen Schaffers. Man muß annehmen, daß durch die schaltstückähnlichen Ausführungsgänge nur dünnflüssiges Sekret abgegeben werden kann. Es ist nach dem lichtmikroskopischen Befund sehr wahrscheinlich, daß dieses Sekret nach holokrinem Modus entsteht. Die vorliegenden Befunde können das Vorkommen des merokrinen Sekretionsmechanismus in polyptychen Drüsen nicht bestätigen. Es wäre meines Erachtens denkbar, daß „holomerokrine" und „hepatoide" Drüsen lediglich Zustandsformen holokriner Drüsen darstellen, bei denen das Gleichgewicht zwischen Zellnachschub von der Peripherie der Endstücke und der Umwandlung und Abstoßung sekretgefüllter Zellen stark zugunsten des Nachschubs verschoben ist.

Es erübrigt sich, auf die Problematik der „apokrinen Sekretion" an dieser Stelle einzugehen. Denn aus den Arbeiten von Švajger (1968), Platzer-Schultz und Welsch (1970) sowie Kühnel (1971) geht hervor, daß dieser Begriff auch heute noch im Hinblick auf die Sekretabgabe zu Recht verwandt wird.

Bei den vorliegenden Untersuchungen war es wegen der Seltenheit des Materials nicht möglich, an weiteren Objekten Geschlechtsunterschiede oder jahreszeitliche Veränderungen zu berücksichtigen. Zweifellos wäre auch die Erforschung der Ultrastruktur dieser Organe sehr lohnend.

Zusammenfassung

Die Antorbitaldrüsen von vier untersuchten Arten der Gattungen *Cephalophus* und *Sylvicapra* sind zusammengesetzte Drüsenorgane, die von einer bindegewebigen Kapsel umhüllt werden. Alle bearbeiteten Drüsen bestehen aus einem apokrin sezernierenden peripheren und einem holokrin sezernierenden zentralen Anteil. Die Ausführungsgänge beider Abschnitte münden mit zahlreichen Gruppen von jeweils drei Poren auf einem nahezu haarlosen Hautstreifen.

Zwischen den untersuchten Arten bestehen große Unterschiede im histologischen Bau und der Pigmentierung des zentralen Drüsenanteils. Das Antorbitalorgan von *Sylvicapra grimmia abyssinica* ist am weitesten differenziert und nimmt eine Sonderstellung ein.

Die Bedeutung der Befunde für die von Schaffer vorgeschlagene Einteilung der Hautdrüsen wird diskutiert.

Summary

On the histology of the preorbital glands of the Cephalophinae (Bovidae, Mammalia)

The preorbital glands of four species of the genera *Cephalophus* and *Sylvicapra* have been investigated. These glands are composed organs which are enclosed by a capsule of connective tissue. Each organ consists of a peripheral part which is secreting by the apocrine type and a central part with holocrine excretion. The excretory ducts of both parts open on a nearly hairless area in front of the eyes. The ducts are organized in numerous groups of three pores each.

The glands of the four species show many differences as far as the histology and pigmentation of their central part is concerned. The preorbital gland of *Sylvicapra grimmia* is the most differentiated one.

The results are compared with Schaffer's classification of glands of the skin.

Literatur

ALLEN, G. M. (1939): A checklist of African Mammals. Bull. Mus. Comp. Zool. Harvard **83**, Cambridge, Mass.

BRINKMANN, A. (1911): Bidrag til Kundskaben om Drövtyggernes Hudkirtelorganer. København: Bianco Lunos Bogtrykkeri.

— (1912): Die Hautdrüsen der Säugetiere (Bau und Sekretionsverhältnisse). Erg. Anat. Entw. **20**, 1173—1231.

HALTENORTH, TH. (1963): Klassifikation der Säugetiere: Artiodactyla I. In: Handbuch der Zoologie. Hrsg.: HELMCKE, J.-G.; LENGERKEN, H. v.; STARCK, D.; WERMUTH, H. 8. Bd., 32. Lief. 1—167 Berlin: de Gruyter.

HODGSON, B. H. (1847): On various genera of Ruminants. Calcutta Journ. Nat. Hist. XVI, 685—711.

KÜHNEL, W. (1971): Die Glandulae rectales (Proctodaealdrüsen) des Kaninchens. Elektronenmikroskopische Untersuchungen. Z. Zellforsch. **122**, 574—583.

KRÖLLING, O. (1930): Über Bau, biologische und phylogenetische Bedeutung der Inguinalorgane bei den Gazellen. Z. Anat. Entw. **91**, 553—579.

— (1932): Über die Hautdrüsen von *Hydrochoerus capybara*. Z. mikr. anat. Forschung **29**, 621—636.

OGILBY, W. (1836): Remarks upon the lachrymal sinus in the Indian Antelope *(Antilope cervicapra* Pall.) Proc. Zool. Soc. London IV, 38.

ORTMANN, R. (1960): Die Analregion der Säugetiere. In: Handbuch der Zoologie. Hrsg.: HELMCKE, J.-G; LENGERKEN, H. v.; STARCK, D. 8. Bd., 26. Lief., T. 3 (7) 1—68. Berlin: de Gruyter.

OWEN, R. (1836): Remarks upon the secretion in the lachrymal sinus of the Indian Antelope *(Antilope cervicapra* Pall.) with a tabular view of the relations between the habits and habitats of the several Species of Antelopes and their suborbital, maxillary, post auditory and inguinal glands. Proc. Zool. Soc. London 36.

— (1868): Comparative Anatomy and Physiology of Vertebrates. Vol. III. Mammals, 632—640.

PLATZER-SCHULTZ, I.; WELSCH, U. (1970): Apokrine Sekretion der peritrophischen Membran von *Chironomus thummi* piger Str. (Diptera). Z. Zellforsch. **104**, 530—540.

POCOCK, R. J. (1910): On the specialised cutaeous glands of Ruminants. Proc. Zool. Soc. London, 840—896.

RAHM, U. (1960): Territoriumsmarkierung mit der Voraugendrüse beim Maxwellducker *(Philantomba maxwelli)*. Säugetierkundliche Mitt. Stuttgart **8**, 140—142.

RICHTER, J. (1971): Untersuchungen an Antorbitaldrüsen von *Madoqua* (Bovidae, Mammalia). Z. Säugetierkunde **36**, 334—342.

SCHAFFER, J. (1923): Neue Drüsentypen. Verh. Anat. Ges., 32. Vers., Heidelberg, 242—252.

— (1924): Zur Einteilung der Hautdrüsen. Anat. Anz. **57**, 353—372.

— (1940): Die Hautdrüsenorgane der Säugetiere mit besonderer Berücksichtigung ihres histologischen Aufbaues und Bemerkungen über die Proktodäaldrüsen. Berlin und Wien: Urban u. Schwarzenberg.

SVAJGER, A. (1968): Die apokrine Extrusion. Anat. Anz. **123**, 137—152.

WEBER, M. (1888): Über neue Hautsekrete bei Säugetieren. A. mikr. Anat. **32**, 499—540.

Anschrift des Verfassers: Dr. JOACHIM RICHTER, Zentrum d. Morphologie (Dr. Senckenbergische Anatomie), 6000 Frankfurt a. M., Theodor-Stern-Kai 7

Origin of the rete testis in bovine embryos

By Wangari M. Mathai

Department of Veterinary Anatomy and Histology University of Nairobi

Receipt of Ms. 5. 8. 1972

Introduction

Several different opinions are expressed in the literature with respect to the origin of the rete testis: 1. According to Waldeyer (1908), Braun (1877), Semon (1877) and Peter (1904) (all quoted after Wilson 1926), the rete testis (and also the sex cords) are derived from evaginations from the Malpighian corpuscles, the rete testis being the proximal portions of such evaginations. 2. Allen (1904) is of the opinion that the rete testis arises from invaginations of the peritoneal epithelium in a pre-gonadal region at the anterior end of the gonad. Eventually these invaginations grow into the gonad region and establish a network of tubules whose end branches (the tubuli recti) communicate with the sex cords. Nelsen (1944) derives the rete testis from coelomic epithelium through cellular invaginations and inward proliferation. He also notes that the region where the rete develops is possibly an aberrant region which becomes secondarily incorporated into the hilar region of the developing gonad to provide ducts for the male genital system. 3. In their reports, Gruenwald (1942) and Gillman (1948) indicated that the rete testis developes from the free ends of the more cranial sex cords with which the rete tubules maintain direct continuity. 4. Felix (1912) and Wilson (1926) are of the opinion that the rete testis differentiates *in situ* from mesenchymal cells which rapidly develop into cord-like structures. The same view is shared by van Vloten (1932) and Krehbile (1963).

Materials and methods

Twenty-five bovine embryos of 24, 25, 26, 27, 32, 34, 35, 37, 38, 40, 45, 46, 48, 49, 51, 52, 53, 55, 56, 60, 61, 61, 64, 65 and 66 mm crown-rump length (CRL) were used in this study. Gonads and mesonephros (still attached) were removed and fixed in Helly's solution or in 10% formalin. Paraffin sections about 8 to 10 microns thick were cut and stained with haematoxylin and eosin (or phloxin) or with the PAS reaction for a general survey. Microphotographs were taken using a Leitz Ortholux microscope with the orthomat automatic camera attached to it.

Observations

The gonad anlage develops along the ventro-medial aspect of the mesonephros to which it is directly attached. At the cranial and caudal ends the anlage is attached to the body wall through a cranial and a caudal ligament, respectively. The development of the gonad *per se* will not be described here but it should be noted that the germinal epithelium becomes highly proliferated and cellular ingrowths (not invaginations) into the underlying mesenchyme are observed in embryos of 8 to 15 mm CRL. These epithelial cells make the bulk of the gonad stroma from which the different gonadal tissues are differentiated.

Z. Säugetierkunde 38 (1973) 314—317

ASTM-Coden: ZSAEA 7

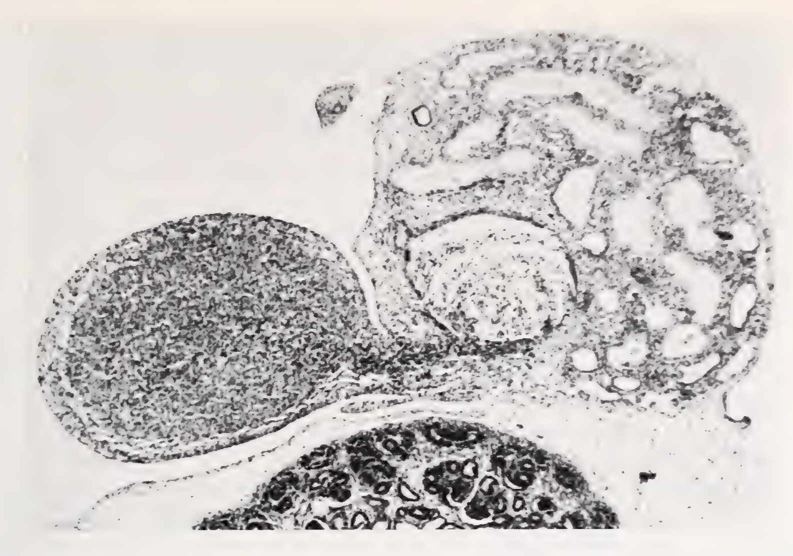


Fig. 1. A cross-section through the urogenital region of a bovine embryo of 37 mm showing the darkly stained cells of the rete blastema (H. and E. × 43)

In embryos of about 25 mm CRL a cylindrical cord of darkly-staining cells is noted extending from the gonad onto the Malpighian corpuscle (Fig. 1). The cord is composed of small epithelioid cells whose nuclei stain strongly with haematoxylin. The cells are tightly packed and irregularly arranged. They are all of about the same size and shape and their small, rod-like nuclei are oriented parallel to the long axis of the rete blastema. The cytoplasm of these cell is also more acidophilic than the cytoplasm of the surrounding tissue and it stains lightly with the PAS reaction and toluidine blue (Fig. 2). This serves to demarcate the area of the rete blastema. The long axis of both the intra- and extragonadal components of the rete testis forms an acute angle with the cranio-caudal axis of the gonad.

The cells of the rete blastema are rapidly developed into a network of simple

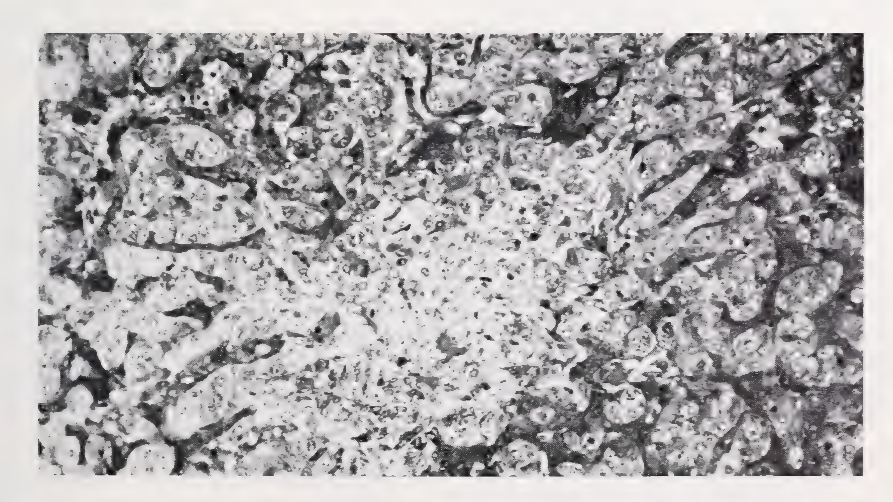


Fig. 2. Part of a cross-section through the rete blastema from a bovine embryo of 34 mm CRL (Epon-araldite, Toluidine blue, × 264)

cords of cells. These cords have already developed lumina in embryos of 55 mm CRL. The rate of development in the rete testis is the same both in the intra- and in the extra-gonadal components.

The acquisition of lumina is a gradual process in which the cells rearrange themselves and the cords become lined by a simple low columnar or cuboidal epithelium which rests on a basal lamina. The terminal differentiation of the rete tubules involves their union with the ends of the sex cords (the tubuli recti) on the gonad and the mesonephric tubules at the Malpighian corpuscle.

Discussion

Local differentiation of the rete testis is suported by Felix (1912), Wilson (1926), van Vloten (1932) and Krehbile (1963), who however, did not study the development of this tissue in detail. In this study it has been confirmed that the rete tissue differentiates in close proximity with the sex cords and some of the cranial Malpighian corpuscles. Eventually a direct contact is established between the sex cords and the rete testis at one end and the rete testis and the neighbouring mesonephric tubules at the other end. If the development of this tissue is not followed closely, it is quite possible to assume that the rete tubules are the end portions of the sex cords (Allen 1904); that the capsule of the Malpighian corpuscles has given rise to these neighbouring rete tubules through a simple process of evagination (Waldeyer, Braun, Semon, Peter after Wilson 1926) or that the rete testis represents a sort of vestigial tissue at the cranial end of the gonad which, failing to form sex cords, is secondarily utilized for the formation of duct systems for the male genital ract (Nelsen 1944).

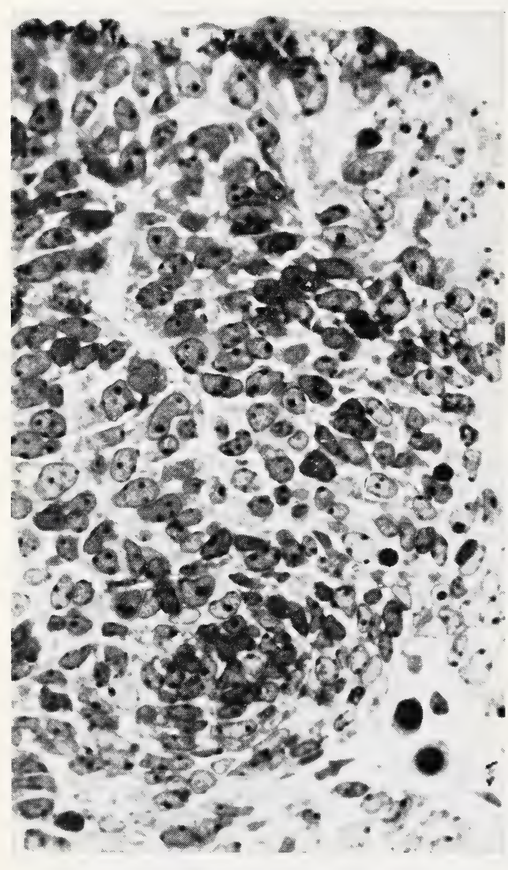


Fig. 3. A section of a gonad from a bovine embryo of 13 mm CRL showing thick radiating cords of epithelioid cells which grow into the underlying mesenchyme (Epon-araldite, Methylene blue, × 1,300)

The opinion of Coert (after Allen 1904) and Allen (1904) that evaginations from the capsule of the Malpighian corpuscles unite with the rete testis is shared neither by de Burtet and de Rinter (1920–21), van Beek (1924), van Vloten (1932) nor by the present author. The results of this investigation agree with the latter two investigators that the Malpighian corpuscles have nothing to do with the origin of the rete testis.

In bovine embryos of 8 to 15 mm CRL cellular ingrowths are observed originating from a proliferated and stratified germinal epithelium. These

ingrowths are arranged in columns which are perpendicular to the surface of the developing gonad (Fig. 3). Such ingrowths may have been mistaken for actual invaginations of the thickened germinal epithelium and may have drawn some investigators to the conclusion that both the sex cords and the rete testis originate from these investigations. Similarly, since the rete tubules develop in close proximity with some of the cranial Malpighian corpuscles and because eventually the lumina of both tubular systems communicate, it is possible to assume that the capsule of the Malpighian bodies gives rise to the rete tubules through simple evaginations.

It is important that the early embryonic development of organs should be studied using very close series of specimens. Lack of such a close series result in incomplete information which may be responsible for incorrect conclusions and assumptions. By using a close series of bovine embryos, it has been possible in this study to clearly confirm that the rete testis does not only differentiate *in situ* but that it has also a dual origin.

Summary

The early development of the rete testis was studied in thirty five bovine embryos of between 24 and 66 mm crown-rump length. The rete testis differentiates *in situ* and has a dual origin. One component originates from the gonad blastema and communicates with the tubuli recti. The other component differentiates from local mesenchyme of the mesonephrogenic tissue and communicates with some of the mesonephric tubules (the future Ductuli efferentes).

Zusammenfassung

Die Entstehung des Rete testis bei Rinderembryonen

Die Frühentwicklung des Rete testis wurde an 35 Rinder-Embryonen von 24 mm bis 66 mm Scheitel-Steiß-Länge untersucht.

Das Rete testis differenziert sich *in situ* und hat doppelten Ursprung. Eine Komponente entsteht aus dem Gonaden-Blastem und verbindet sich mit den Tubuli recti. Die andere Komponente entsteht aus dem Mesenchym des mesonephrogenen Gewebes und verbindet sich mit einigen der Tubuli des Mesonephros, den zukünftigen Ductuli efferentes.

References

Allen, B. B. (1904): The embryonic development of the ovary and the testis of mammals. Amer. Jour. Anat. **3**, 89—146.

Beek, W. F. van (1924): Die Entwicklung des Eierstockes vom Rind. Zeitschrift für Anatomie **71**, 458—558.

Burlet, H. M. de; Ruiter, H. J. de (1920)—(1921): Zur Entwicklung und Morphologie des Säugerhodens. 1. Der Hoden von *Mus musculus*. Anat. Heft **59**, 321—384.

Gruenwald, P. (1942): Th development of the sex cords in gonads of man and mammals. Amer. Jour. Anat. **70**, 359.

Krehbile, E. B. (1963): Differentiation of the gonads in the bovine embryo. Dissertation. Kansas State University, USA.

Nelsen, O. E. (1944): The formation of the early genital rudiment and differentiation of sex in the opossum. Jour. Morph. **72**, 305—325.

Roosen-Runge, E. C. (1957): The structure of the rete testis in the albino rat. Anat. Rec. **127**, 357.

Vloten, J. G. van (1932): Die Entwicklung des Testikels und der Urogenital-Verbindung beim Rind. Zeitschr. Anat. Entwickl.gesch. **98**, 578.

Wilson (1926): Origin and development of the rete ovarii and the rete testis in the human embryo. Carnagie. Inst. Washington Publ. **362**, 69—88.

Author's address: Dr. Wangari M. Mathai, Department of Veterinary Anatomy and Histology, University of Nairobi, P. O. Box 30197, Nairobi, Kenya

Electrophoretic variation of Adenosine Deaminase (ADA) in pigs

By R. Ananthakrishnan[1] and H. Walter

Anthropologisches Institut, Universität Mainz

Receipt of Ms. 15. 7. 1972

Introduction

Adenosine deaminase is involved in the deamination of adenine to inosine. In a variety of animal tissues and sera multiple molecular forms of adenosine deaminase have been demonstrated (Spencer et al. 1968).

Polymorphic variation in red cell ADA of humans was reported by Spencer et al. (1968). These variants were shown to be products of autosomally codominant alleles controlling the electrophoretic expression of red cell ADA. Rare variants at this locus have been reported in a variety of human populations, which were shown to represent heterozygous combinations for a common allele and a rare allele by family studies (Edwards et al. 1972).

Materials and methods

Samples of blood were obtained from the slaughter house in Wiesbaden. Serum was separated by centrifugation and red cell haemolysates were prepared by washing the red cells three times in saline and haemolysed by the addition of an equal volume of distilled water.

Starch gel electrophoresis was the method of choice, using the buffer system of Kirchberg and Wendt (1970). After electrophoresis lasting 16—18 hours at a voltage gradient of 120 volts, the ADA pattern was localised using the staining technique of Spencer et al. (1968).

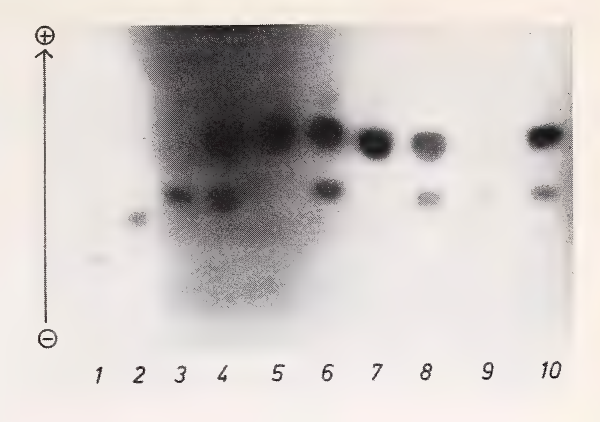
Results and discussion

Upon localisation of ADA activity, three patterns were observed. The most common pattern was found to consist of a single band of enzyme activity moving anodally as shown in the fig. Though the other two patterns were much les frequent, the patterns were reproducible. One of these had two bands, one in the same position as in the pattern described and another slower band about 2 cms from the faster moving band. The third pattern also consisted of a single band in the same position as the slower moving band of the second electrophoretic pattern. We have provisionally called the faster moving pattern as $ADA_{pig}1$—1, and the other two as $ADA_{pig}2$—1 and $ADA_{pig}2$—2 respectively, since all patterns were found to be considerably faster in mobility compared with the ADA pattern of humans.

[1] Alexander von Humboldt Fellow.

Z. Säugetierkunde 38 (1973) 318—320

ASTM-Coden: ZSAEA 7



Starch gel electrophoretic pattern of human and pig red cell ADA. 1 and 2 are human red cell ADA, 2 = after incubation with GSSG. 3, 4, 5, 6 = pig phenotypes, 7, 8, 9, 10 = after incubation with GSSG. ADA_{pig}1–1 = 5 and 7, ADA_{pig}2–1 = 4 and 6 and ADA_{pig}2–2 = 3 and 9

Omission of Adenine or Arsenate from the reaction mixture was found to have a profound effect in that no enzyme bands were seen. However, the omission of either Nucleoside phosphorylase or Xanthine oxidase was hardly found to affect the patterns though the diffusion of the bands was noted. SPENCER et al. (1968) noted hazy bands of enzyme activity after the omission of Nucleoside phosphorylase but not Xanthine oxidase, suggesting that Nucleoside phosphorylase could be found in the cells, wich is possible in the case of the pig also. It is likely that Xanthine oxidase also could be found in the cells thereby explaining the observed phenomena, and need not necessarily imply an error in the identity of the enzyme.

Oxidised glutathione (GSSG) has been found to affect the mobility of the human red cell ADA thereby indicating the possible of a free sulfhydryl group on the surface of the molecule (HOPKINSON and HARRIS 1969). Incubation of the pig red cells with about 2 mgms. of GSSG for one hour at 37° C did not have any effect on the electrophoretic mobility or on the relative concentration of the enzyme bands in all the three patterns (Fig. 1). The control human sample on the other hand, was found to behave as has been observed by HOPKINSON and HARRIS (1969).

The observed variation could be genetic and the phenotypes do not contradict the existence of two codominant alleles producing the observed patterns in the proportions mentioned in the table. If the observed variation is genetic it gives an ADA_{pig}^{1} gene frequency of 0.948. However, pedigree studies are needed to confirm the present hypothesis.

Distribution of electrophoretic variants of Adenosine Deaminase (ADA) in the pig

No.	1—1	2—1	2—2
87	81	3	3
%	93.10	3.45	3.45

Acknowledgements

We are grateful to Dr. R. JERZEMBECK, Veterinärdirektor, Dr. MÜLLER, Oberveterinärrat, and Dr. HEFNER, veterinarian at Wiesbadener Schlacht- und Viehhof, for the blood samples used in this investigation.

Summary

Red cells from 87 pigs were tested for electrophoretic variants of Adenosine deaminase. Three phenotypes were found to occur with the following frequencies: $ADA_{pig}1–1$ = 93.10 %, $ADA_{pig}2–1$ = 3.45 %, and $ADA_{pig}2–2$ = 3.45 %. Incubation with oxidised glutathione was not found to affect the electrophoretic mobility.

Zusammenfassung

Elektrophoretische Variantew der Adenosindeaminase bei Schweinen

An 87 Blutproben von Schweinen wurden Untersuchungen über elektrophoretische Varianten der Adenosindeaminasen (ADA) durchgeführt. Es wurden drei Phänotypen gefunden mit den Häufigkeiten: $ADA_{pig}1–1$ = 93.10 %, $ADA_{pig}2–1$ = 3.45 % und $ADA_{pig}2–2$ = 3.45 %. Inkubation von oxidiertem Glutathion scheint keinen Einfluß auf die elektrophoretische Mobilität der Banden zu haben.

References

Edwards, Y. H.; Hopkinson, D. A.; Harris, H. (1971): Adenosine deaminase isozymes in human tissues. Ann. Hum. Genet. **35**, 207—219.

Hopkinson, D. A.; Harris H. (1969): The investigation of reactive sulphydryls in enzymes and their variants by starch gel electrophoresis. Studies on red cell adenosine deaminase. Ann. Hum. Gen. **33**, 81—87.

Kirchberg, G.; Wendt, G. G. (1970): Auftrennung von AK (EC. 2.7.4.3) und ADA (EC. 3.5.4.4.) in einem Stärkeblock. Humangenetik **8**, 361—363.

Spencer, N.; Hopkinson, D. A.; Harris H. (1968): Adenosine deaminase Polymorphism in Man. Ann. Hum. Genet. **32**, 9—14.

Author's address: Dr. R. Ananthakrishnan and Prof. Dr. H. Walter, Anthrophologisches Institut, Universität Mainz, D-65 Mainz, Saarstr. 21

Mammals

ZEITSCHRIFT FÜR SÄUGETIERKUNDE

ORGAN DER DEUTSCHEN GESELLSCHAFT FÜR SÄUGETIERKUNDE

38. BAND · HEFT 6

Dezember 1973





VERLAG PAUL PAREY · HAMBURG UND BERLIN

Inhalt

This journal is covered by Biosciences Information Service of Biological Abstracts, by Current Contents (Series Agriculture, Biology and Environmental Sciences) of Institute for Scientific Information.

Dieses Heft enthält eine Beilage des Verlages Paul Parey.

Die „Zeitschrift für Säugetierkunde" veröffentlicht Originalarbeiten aus dem Gesamtgebiet der Säugetierkunde, ferner Einzel- und Sammelreferate, Besprechungen der wichtigsten internationalen Literatur, kleine Mitteilungen und die Bekanntmachungen der „Deutschen Gesellschaft für Säugetierkunde", deren alleiniges Organ sie gleichzeitig ist. Die Veröffentlichungen erfolgen in deutscher, englischer oder französischer Originalfassung mit Zusammenfassung in mindestens zwei Sprachen.

Herausgeberschaft und Schriftleitung: Manuskriptsendungen sind zu richten an die Schriftleitung, z. Hd. Herrn Prof. Dr. Manfred Röhrs, Institut für Zoologie der Tierärztlichen Hochschule, 3000 Hannover, Bischofsholer Damm 15. Korrekturfahnen bitten wir z. Hd. Herrn Prof. Dr. Harald Schliemann, Zoologisches Institut und Zoologisches Museum der Universität, 2000 Hamburg 13, Papendamm 3, zurückzusenden.

Manuskripte: Es wird gebeten, die Manuskripte möglichst mit Schreibmaschine und nur einseitig zu beschreiben. Photographische Abbildungsvorlagen müssen so beschaffen sein, daß sie eine kontrastreiche Wiedergabe ermöglichen. Von der Beigabe umfangreicher Tabellen soll abgesehen werden. Alle dem Manuskript beiliegenden Unterlagen, wie Photographien, Zeichnungen, Tabellen sollen auf der Rückseite mit dem Namen des Verfassers und dem Titel des Beitrages versehen sein. Bei Abbildungen aus bereits erfolgten Veröffentlichungen ist eine genaue Quellenangabe erforderlich. Jeder Originalarbeit ist eine Zusammenfassung der wichtigsten Ergebnisse von wenigen Zeilen in deutscher und englischer Sprache sowie eine englische Übersetzung des Titels anzufügen. Mit der Annahme des Manuskriptes erwirbt der Verlag das ausschließliche Verlagsrecht, und zwar auch für etwaige spätere Vervielfältigungen durch Nachdruck oder durch andere Verfahren wie Photokopie, Mikrokopie, Xerographie, Speicherung in Datenverarbeitungsanlagen u. a. Der Verlag ist berechtigt, das Vervielfältigungsrecht an Dritte zu vergeben und die Lizenzgebühren im Namen des Verfassers geltend zu machen und nach Maßgabe des zwischen der Inkassostelle für urheberrechtliche Vervielfältigungsgebühren und dem Bundesverband der Deutschen Industrie abgeschlossenen Gesamtvertrages vom 15. 7. 1970 zu behandeln.

Sonderdrucke: An Stelle einer Unkostenvergütung erhalten die Verfasser von Originalbeiträgen und Sammelreferaten 50 unberechnete Sonderdrucke. Mehrbedarf steht gegen Berechnung zur Verfügung, jedoch muß die Bestellung spätestens mit der Rücksendung der Korrekturfahnen erfolgen.

Erscheinungsweise und Bezugspreis: Die Zeitschrift erscheint alle 2 Monate; 6 Hefte bilden einen Band; jedes Heft umfaßt 4 Druckbogen. Der Abonnementspreis beträgt je Band 115,— DM zuzügl. amtl. Postgebühren. Das Abonnement verpflichtet zur Abnahme eines ganzen Bandes. Es verlängert sich stillschweigend, wenn nicht unmittelbar nach Erhalt des letzten Heftes eines Bandes Abbestellung erfolgt. Einzelbezugspreis der Hefte: 21,— DM. Die Preise verstehen sich im Inland einschließlich Mehrwertsteuer. Die Zeitschrift kann bei jeder Buchhandlung oder beim Verlag Paul Parey, Hamburg 1, Spitalerstraße 12, bestellt werden.
Die Mitglieder der „Deutschen Gesellschaft für Säugetierkunde" erhalten die Zeitschrift unberechnet im Rahmen des Mitgliedsbeitrages.

Z. Säugetierkunde 38 (1973) 321—384
ISSN 0044—3468/ASTM-Coden ZSAEA 7 38 (6) 321—384 (1973)

Beobachtungen zur Biologie einiger Gerbillinen, insbesondere *Gerbillus (Dipodillus) dasyurus,* (Myomorpha, Rodentia) in Gefangenschaft

I. Verhalten

Von Ursula Fiedler

Eingang des Ms. 1. 2. 1972

Einleitung

In der ethologischen Literatur über Nagetiere sind Arbeiten über die Rennmäuse (Gerbillinae) verhältnismäßig selten zu finden, wohl deshalb, weil diese Tiere Steppen- und Wüstenbewohner sind, die kaum oder nur wenig in Kontakt mit menschlichen Siedlungen oder Anbaugebieten kommen. Da sich solche Untersuchungen vorwiegend mit *Meriones*-Arten befaßten, kaum aber mit den als ursprünglich aufzufassenden *Gerbillus*-Arten, lag der Gedanke nahe, verschiedene Vertreter dieser Unterfamilie ethologisch und — soweit als möglich — auch allgemein biologisch vergleichend zu untersuchen. Die Beobachtungen wurden deshalb an zwei Arten aus dem Genus *Gerbillus: G. pyramidum* (Abb. 1b), *G. (Dipodillus) dasyurus* (Abb. 1a) und drei *Meriones*-Arten: *M. crassus* (Abb. 1d), als Vertreter der nordafrikanischen *Gerbillinen,* sowie an *Meriones tamariscinus* und *M. vinogradovi* (Abb. 1c) aus dem eurasiatischen Faunenbereich durchgeführt. Das Hauptaugenmerk dieser Arbeit war auf die Beobachtung des Fortpflanzungsverhaltens und der Jungenbetreuung gerichtet, weil diese Verhaltensweisen auch in Gefangenschaft sich nahezu unverändert beobachten lassen. Durch Vergleich mit der Literatur, vor allem mit den Arbeiten von Petter, gelang es, wichtige Zusammenhänge für die allgemeinen Lebensbedingungen unter extremen ökologischen Verhältnissen aufzuzeigen.

Diese Arbeit, die auf Anregung des Leiters der Biologischen Station Wilhelminenberg entstand, wurde am I. Zoologischen Institut der Universität Wien als Dissertation angenommen. Ergänzende Beobachtungen zum sozialen Verhalten konnte ich im Tiergarten Schönbrunn machen. Daher gilt mein Dank Prof. O. Koenig, der das erste Tiermaterial sowie die von ihm gedrehten Filme über die Geburt und Jugendentwicklung von *Dipodillus* zur Verfügung stellte, ferner Univ.-Prof. Dr. W. Marinelli und Prof. A. Strenger, die meine Dissertation am I. Zoologischen Institut betreuten, sowie der Leitung des Tiergartens Schönbrunn, insbesondere Direktor Dr. Walter Fiedler.

Für die Beschaffung von neuem Tiermaterial möchte ich ferner Univ.-Prof. Dr. G. Haas von der Universität Jerusalem sowie Univ.-Prof. Dr. H. Mendelssohn (Tel Aviv), der die Tiere bestimmte, herzlich danken.

Systematik

Als Unterfamilie der Cricetidae (Muroidea, Myomorpha) umfassen die Gerbillinae 12 Genera mit insgesamt 78 Arten (Ellerman 1941; Walker 1964). *Dipodillus* wurde zwar früher als eigenes Genus geführt (Nehring 1901; Allen 1915; Aharoni 1932; Bodenheimer 1937),ist aber nach der heute gültigen Revision dieser Gruppe nur als Subgenus von *Gerbillus* anzusehen (Ellerman und Morrison-Scott 1951). Zahavi und Wahrmann (1957) bezeichnen nur Tiere aus der engeren Verwandtschaft von *Dipodillus dasyurus* als zu diesem Subgenus gehörig.

Z. Säugetierkunde 38 (1973) 321—340

ISSN 0044—3468/ASTM-Coden ZSAEA 7

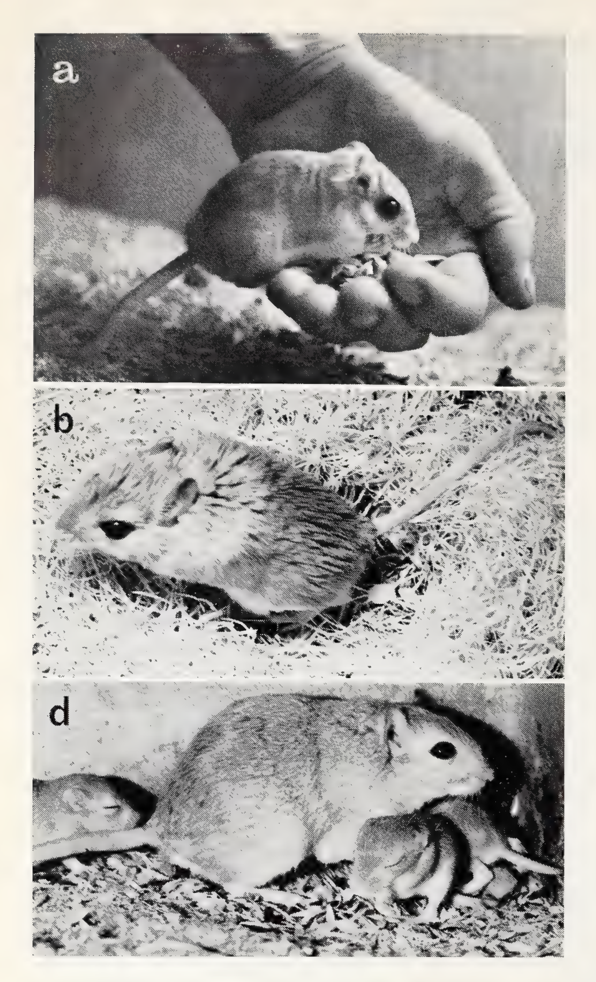




Abb. 1 a—c. Habitus von *Gerbillus (Dipodillus) dasyurus* (a); *Gerbillus pyramidum* (b); *Meriones vinogradovi* (c) (aus Petter 1951 b) *Meriones crassus* (d)

Da es aber immer wieder zu Schwierigkeiten bei der Bestimmung der systematischen Zugehörigkeit lebender Tiere zu diesem Genus kommt, möchte ich nur auf zwei Methoden hinweisen; einerseits auf die zytologischen Untersuchungen als Hilfsmittel (Zahavi und Wahrmann 1955, 1957, 1958) und andererseits auf das Fehlen bzw. Vorhandensein der Fußsohlenbehaarung, die nach Petter (1961) ebenfalls herangezogen wird. Hingegen unterscheiden sich Gerbillinen sehr wohl nach anatomischen Merkmalen im Schädelbau sowie im Bau der Backenzähne; Vertreter der Gattung *Gerbillus* haben bewurzelte, bunodonte Molaren, während diese — als Zeichen höherer Spezialisation — in den Gattungen *Meriones* und *Rhombomys* wurzellos und hypsodont ausgebildet sind (Thenius und Hofer 1960). Außerdem sind zahlreiche Merkmale im übrigen anatomischen Bau als deutlicher Hinweis auf die engere Verwandtschaft mit den Hamsterartigen aufzufassen.

Verbreitung

Rennmäuse sind an das Leben auf extrem trockenen Böden gut angepaßt und daher fast ausschließlich in den Steppen-, Halbwüsten- und Wüstengebieten Eurasiens und Afrikas zu finden. Sie fehlen nur in den trocken-kalten Klimabereichen der Hochländer und Gebirge, wie im Himalaya oder in Tibet; ebenso scheinen sie die ständig feuchten Urwaldregionen innerhalb ihres Verbreitungsgebietes zu meiden (Kongo-Becken). Deshalb treten sie auch nur höchst selten als Schädlinge in menschlichen An-

baugebieten auf (HEPTNER 1951; MEASROCH 1954; HOESCH 1964). Die hier untersuchten Arten findet man in folgenden Verbreitungsgebieten: *Meriones vinogradovi* (Heptner, 1931): im Nordwesten Persiens und in der östlichen Türkei (HEPTNER 1951; PETTER 1960). *Meriones tamariscinus* (Pallas, 1773): vom Unterlauf der Wolga bis Russisch-Turkestan, ausgenommen den südwestlichen Teil (ELLERMAN und MORRISON-SCOTT 1951), auch in der Dsungarei. *Meriones crassus* (Sundeval, 1842): ist in zahlreichen Unterarten über Nordafrika und den Vorderen Orient verbreitet, eine Unterart, *M. crassus sacramenti* kommt auch in Israel vor, allerdings nur selten im Gebiet südlich von Beersheva' (HAAS, briefl. Mitt.). *Gerbillus pyramidum* (Geoffroy, 1825): von Marokko über Ägypten bis Sinai (BODENHEIMER 1935; SETZER 1952; ELLERMAN und MORRISON-SCOTT 1951). Nach AHARONI (1932) und ZAHAVI und WAHRMANN (1957) soll es im Negev noch eine von der Nominatform abweichende Subspecies geben, die sich vor allem in den Chromosomenverhältnissen von diesen unterscheidet. *Gerbillus (Dipodillus) dasyurus* (Wagner, 1842): von vereinzelten Fundorten im nördlichen Arabien, Sinai und Palästina bis nach Mesopotamien, wo HARRISON (1956) im Irak eine neue Subspezies, *G. dasyurus mesopotamiae*, gefunden hat (WASSIF 1954).

Alle von mir beobachteten Gerbillinen, ausgenommen *Meriones crasus* und *M. vinogradovi*, deren Fundorte sich leider nicht mehr mit Sicherheit feststellen ließen, stammten aus der Negev-Wüste in Israel, aus der Umgebung von Bir Asluji, 35 km südlich von Beersheva', andere *G. dasyurus* waren in der Nähe von Jerusalem (HAAS, litt.) gefangen worden (Abb. 2).

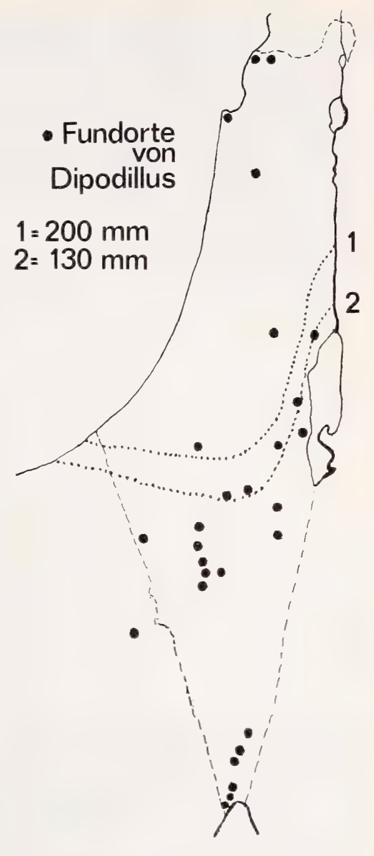


Abb. 2. Fundorte von *Gerbillus (Dipodillus) dasyurus* in Israel (verändert nach ZAHAVI und WAHRMANN 1958). Angaben in mm bezeichnen die jeweilige Jahresniederschlagsgrenze

Ethologie

Haltung und Beobachtung

Rennmäuse sind im allgemeinen recht anspruchslose Pfleglinge und die großen Sandratten *(Meriones)* werden ziemlich bald futterzahm und sind auch bald mit dem Pfleger vertraut. Zwergrennmäuse *(Gerbillus)* hingegen kommen in ihrem Verhältnis zum Menschen nicht über eine Futterzahmheit hinaus; nur ein älteres *Dipodillus*-Weibchen hatte sich daran gewöhnt, auf der Hand des Pflegers zu klettern, ließ sich aber nicht anfassen.

Die meisten Tiere waren in mittelgroßen Terrarien untergebracht (30×50 cm Bodenfläche), außerdem hatte ich für *Dipodillus* ein ca. 2 m langes und 0,4 m breites dreiteiliges Glasterrarium zur Verfügung. 2 Pärchen *Meriones crassus* konnte ich versuchsweise in einem 3 × 4 m großen Gehege für Baumstachelschweine im Tiergarten Schönbrunn unterbringen. Als Einstreu wurde bei *Dipodillus* Sand, bei *Meriones*-Arten Torfmull oder Sand verwendet. Holzkisten, übereinander geschichtete Felsplatten sowie Einsiedegläser dienten als Versteck. In den Terrarien für *Dipodillus* hatte ich auch noch Zweige und Äste fixiert, auf denen die Tiere sehr gerne kletterten.

Das Futter bestand aus einer Mischung von Sonnenblumenkernen, Nüssen aller Art, Obst und Salat; *Dipodillus* erhielten zusätzlich noch Weichfutter und so oft wie möglich lebende Insekten. Allen Tieren wurden in regelmäßigen Abständen Vitaminzugaben ins Futter gemischt. Ihren Flüssigkeitsbedarf decken Rennmäuse hauptsächlich aus der im Futter enthaltenen Feuchtigkeit; Wasser als fein versprühte Tropfen leckten sie gerne. Aus Gefäßen lernten nur wenige trinken und schütteten diese zu.

Für die Schwarz-Weiß-Aufnahmen wurde eine Kleinbildkamera mit Normaloptik (3,5/50 mm) und ein Teleobjektiv (3,5/180 mm) sowie ein Elektronenblitz (1/1000 sec) verwendet.

Allgemeines

Wie die meisten Nagetiere zeigen auch die Rennmäuse in ihrem Verhaltensinventar alle jene Verhaltensweisen, die dem Schema für Nagetiere entsprechen (Eibl-Eibesfeldt 1957 a, b). Einiges Allgemeine ist zwar bereits über das Verhalten von Gerbillinen bekannt (Eibl-Eibesfeldt 1951 b; Petter 1952, 1955 a, 1955 b; Rauch 1956; Kirchshofer 1957; Salzmann 1963), doch fehlte bisher eine gründliche, vergleichende Beobachtung.

Verhaltensinventar von *Gerbillus (Dipodillus) dasyurus* (Wagner, 1842)

Außer durch *Gehen* und *Laufen* können sich die Tiere kurzfristig auch durch bipede, horizontale *Fluchtsprünge* fortbewegen, wobei sie mit ihren langen Schnurrhaaren — wie Springmäuse *(Jaculus)* oder Känguruhratten *(Dipodomys)* — den Boden abtasten. Zwischendurch werden immer wieder Trippelschritte im Kreuzgang eingeschaltet. Bipedes *Springen* in die Höhe dient der Erreichung höher gelegener Standorte und tritt mitunter als Stereotypie auf. Außerdem vermögen die Tiere auch sehr geschickt auf Ästen und schmalen Felskanten zu *klettern* (Abb. 3), im Gegensatz zu echten Baumkletterern, wie Zwergmäusen *(Micromys)* können sie sich aber nicht mit dem Schwanz im Geäst verankern, sondern benützen diesen höchstens zum Abstützen gegen den Untergrund. Dieses angeborene Verhalten zeigen schon die fünf Tage alten Jungtiere in ihren Elementen, wenn sie trachten, in engen Spalten mit Hilfe der Hinterbeine hochzuklimmen. Das Graben tritt beim Jungtier zuerst als unkoordinierte Instinktbewegung auf und wird — abgesehen vom zweckentsprechenden Baugraben — als geeignetes Fortbewegungsmittel beim Flüchten verwendet (Abb. 8.) Außerdem kann es als Drohgebärde auftreten oder als Übersprungbewegung. Beim *Anpirschen* an ein Beutetier kriechen *Dipodillus* in charakteristischer Weise mit eng an den Boden gepreßtem Bauch langsam im Kreuzgang.



Abb. 3. Gerbillus (Dipodillus) dasyurus beim Klettern im Geäst. (Beachte Stellung der Zehen)

Zu den *Komforthandlungen* gehören neben dem Putzen auch verschiedene Arten von Ruhestellungen (Abb. 4), wie sie viele unterirdisch lebende Säugetiere zeigen. Dabei ruhen die Tiere ausgestreckt in Bauchlage, auf der Seite oder auf dem Rücken liegend, und nehmen auf diese Weise auch gerne *Sonnenbäder* (in Gefangenschaft unter einer Wärmequelle). Das *Putzen* wird mehrmals am Tage gründlich ausgeführt und entspricht in seinen Teilhandlungen vollständig jenem Verhalten, wie es von den meisten Nagern bekannt ist (Abb. 5). *Fellschütteln*, meist im Anschluß an das Putzen,

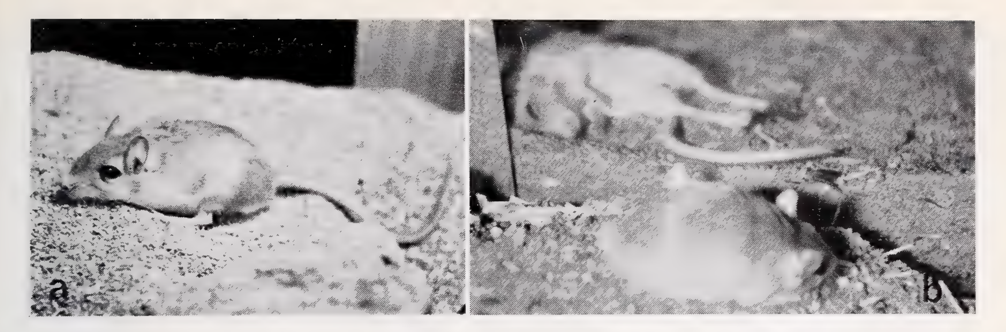


Abb. 4 a und b. Gerbillus (Dipodillus) dasyurus. Ruhestellungen

tritt auch häufig als Übersprungbewegung (Drohgebärde) auf. Zum *Sandbaden* scharren die Tiere eine flache Grube, werfen sich auf die Seite und reiben Schultern und Flanken langsam gegen die Unterlage; zum Abschluß drehen sich die Tiere auf den Rücken und vollführen dabei zwei bis drei rasche Schlängelbewegungen. Beim *Morgentraining* treten folgende Verhaltensweisen in immer gleichbleibender Reihenfolge auf: Dehnen und Rückenhochwölben, Niederdrücken des Vorderkörpers, paarweises Strecken der Vorderbeine, Steifmachen und Nachziehen der Hinterbeine sowie Schreitstrecken, Fellschütteln und Putzen. Flüchtiges Schnauzenputzen, das oft nur mit einer Hand ausgeführt wird, Putzen des Schwanzendes, Gähnen und Schreitstrecken treten auch übersprungsweise auf.

Für Harn- und Kotabscheidungen, die sehr gering, ausgesprochen wasserarm und

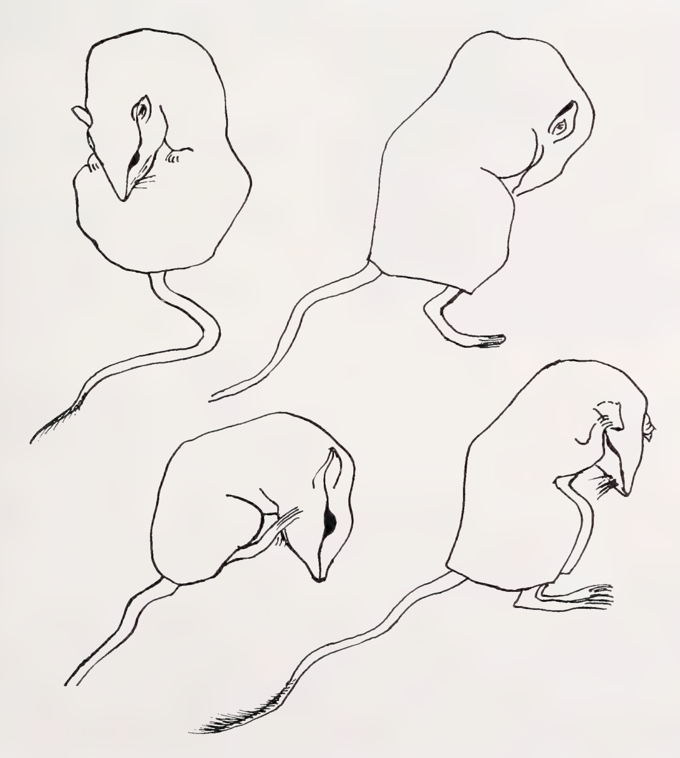


Abb. 5. Gerbillus (Dipodillus) dasyurus. Stellungen beim Putzen. (Zeichn. nach eigenen Photos)

nahezu geruchlos sind, wird eine flache Grube gescharrt und nach Absetzen der Exkremente wieder zugeschüttet. Es gibt wohl keine bestimmten Plätze dafür, doch setzen die Tiere ihren Harn meist an bevorzugten Punkten ab.

Für die Beschaffung von Sämereien aller Art dienen zwei Verhaltensweisen: das *Scharren* und das *Einholen* von Fruchtständen mit beiden Händen. Dazu richten sich die Tiere auf den Hinterbeinen auf, beugen die Fruchtstände zu sich herunter, und beißen diese dann an der Basis ab. Manchmal versuchen sie auch auf den Halmen kletternd dorthin zu gelangen. Dieses Einholen beschrieb Eibl-Eibesfeldt (1951 b) von *Meriones persicus;* dort war es allerdings nur selten vollständig zu beobachten. Gelingt es den Tieren nicht, durch Einholen oder Klettern ihr Futter zu erreichen, dann beißen sie einfach die Halme der Fruchtstände knapp über dem Boden ab und tragen sie in den Bau ein. Das *Eintragen* zerfällt in zwei Teilhandlungen, das *Einschleppen* größerer Nahrungsbrocken oder von Genistballen mit Hilfe der Hände und Schneidezähne im *Maultransport,* wobei die Tiere nicht selten streckenweise auf beiden Hinterbeinen aufrecht gehen, und den *Lippentransport.* Hierbei werden die Lippen hinter die Incisiven zurückgeschoben und in dem so entstandenen Zwischenraum tragen sie geschlichtete Samen hoch erhobenen Kopfes als Futter ein. Halme und anderes Genistmaterial werden — wie auch bei *Meriones persicus* — *gehäckselt* und als Einstreu in den Bau geschleppt (Abb. 6).

Nach dem *Aufspüren* und *Anschleichen* an ein Beuteobjekt wird dieses mit erstaunlicher Treffsicherheit angesprungen und durch einen gezielten *Nackenbiß* blitzschnell getötet (Abb. 7). Kleinere Insekten erfassen die Tiere rasch mit beiden Händen. Die Beute wird vom Kopf her angefressen, dann wird der Darm herausgezogen und verzehrt; bei Heuschrecken wurden auch Flügel und Beine benagt, aber nicht gefressen. Verwundete Insekten werden auf den Boden niedergedrückt und fixiert, wobei das starke Zappeln des Beutetieres noch stimulierend zu wirken scheint. Auf welcher Altersstufe dieser Komplex von Instinkthandlungen voll ausgereift ist, war nicht mit Sicherheit zu ermitteln. Jedenfalls zeigten dieses Verhalten in gleicher Weise sowohl erwachsene Wildfänge als auch in Gefangenschaft geborene Junge.

Beim *Gang-Graben* (Abb. 8) wird nach 10 bis 15 Scharrbewegungen mit den Vorderbeinen 1- bis 2mal mit den Hinterbeinen kräftig ausgeschleudert und durch gleichzeitige Fersendrehung nach außen das Nachrinnen des feinen Sandes in die eben entstandene Öffnung verhindert. Graben die Tiere in einer engen Spalte, so ist dieser Rhythmus etwas anders: es wird schon nach 3 bis 4 Scharrbewegungen mit den Vorderbeinen ausgeschleudert; der Kopf wird vorgestreckt und waagrecht gehalten, die Ohren liegen eng angepreßt am Kopf, der Schwanz ist leicht vom Boden abgehoben. Mit schaufelnden Bewegungen beider Vorderbeine *schieben* die Tiere so den angesammelten Sand aus dem Bau *hinaus,* wie es auch *Meriones persicus* tun (Eibl-Eibesfeldt 1951 b). Durch *Hebeln,* wobei mit Stirne und Nasenrücken unter leichtem Anheben des Kopfes gelockertes Erdmaterial in die Wand eingearbeitet wird, können *Dipodillus* auch ihre Einschlupflöcher bei Kälteeinbruch verstopfen; dieses Verhalten zeigen die blinden Jungtiere schon während der ersten Lebenstage.

Nestbauverhalten zeigen Tiere beiderlei Geschlechtes, besonders deutlich aber trächtige Weibchen. Nachdem die Tiere eine Nistmulde ausgehoben haben, treten bei der Ausgestaltung des Nestes folgende Instinkthandlungen auf: das Nistmaterial wird zerspleißt und gehäckselt, großflächige Stücke werden zurechtgenagt *(Herrichten).* Nach dem Eintragen, wobei auch *Stopfen* und *Bündeln* auftreten (Eibl-Eibesfeldt 1951 a), beginnen die Tiere mit schaufelnden Bewegungen der Vorderbeine und unter ständigem Hebeln einen lockeren Wall um sich aufzuschichten, der dann mit den Vorderbeinen gegen die Höhlenwand hin festgestopft wird *(Tapezieren).* Säugende Weibchen scharren vor dem Verlassen des Baues über ihren Jungen lockeres Nistmaterial zusammen; ein ähnliches *Zudecken* zeigen die Tiere auch als Eigenverhalten, indem sie



Abb. 6 (oben links). Gerbillus (Dipodillus) dasyurus beim Herrichten des Nistmaterials

Abb. 7 a–c (rechts). Gerbillus (Dipodillus) dasyurus. Töten und Verzehren einer Heuschrecke

Abb. 8 (unten links). Gerbillus (Dipodillus) dasyurus. Stellung beim Graben

sich ein paarmal im Kreise drehen, so daß das derart gelockerte Nistmaterial schließlich über ihnen zusammenfällt. In unregelmäßigen Zeitabständen *wenden* sie auch das Nistmaterial, tragen es auch mitunter für kurze Zeitspanne nach draußen und holen es dann wieder ein.

In den Bereich des territorialen Verhaltens gehört zuerst einmal das *Erkunden* des neuen Lebensraumes, wobei das Tier alle seine Sinnesorgane anstrengt, um sich mit allen Einzelheiten seiner neuen Umgebung vertraut zu machen. Nach und nach entfernen sie sich immer weiter vom Startpunkt und prägen sich auf solchen Erkundungsgängen die Topographie ihres neuen Territoriums ein (siehe auch SHILLITO 1962). In dreifacher Art und Weise wird das neue Revier markiert: *optisch* durch symbolisches *Drohgraben* entlang der Territoriumsgrenze, *akustisch* durch *Trommeln* mit beiden Hinterbeinen gegen den Untergrund, sowie *olfaktorisch* mit Hilfe einer duftenden Talgabsonderung aus einem flächigen Drüsenbereich in der Nabelgegend. Durch das Klopfen mit den Hinterbeinen wird eine „Strophe" von Geräuschen er-



Abb. 9. Gerbillus (Dipodillus) dasyurus. Kampfstellung

zeugt, die sich in Frequenz und Tonhöhe deutlich von jenen anderer Gerbillinenarten unterscheidet; die mit Sekret markierten Plätze im Revier sind als dunkle Flecken deutlich zu sehen und strömen einen intensiven Geruch aus. Beim *Markieren* bewegen sich die Männchen im Kreuzgang kriechend langsam vorwärts, drücken dabei den Bauch eng gegen die Unterlage und verstreichen so das Sekret. Alle drei genannten Markierungsweisen können im Übersprung — im Grade höchster Erregung — vor allem aber bei der Partnerwahl wiederholt auftreten.

In der Konfrontation mit Artgenossen zeigen *Dipodillus* (Abb. 9) *Sichern, Fellsträuben, Schwanzzittern, Trommeln, Drohgraben* und *Markieren.* Lebhaftes Vibrissenspiel, intensives Horchpeilen und Sträuben der Nackenhaare, das sich späterhin auf die gesamte Rückenpartie fortsetzen kann, zeigen den höchsten Erregungsgrad an. Die körperliche Kontaktnahme beginnt mit der Schnauzenkontrolle, setzt sich über Kopf und Flanken bis zum Analbereich fort, und geht schließlich in das typische *Kreiseln* und *Breitseitdrücken* über, dem meist das Aufrichten in Kampfstellung folgt. Unter ständigem *Abschätzen* (= Intentionsbewegung zum Absprung) und dem für alle Gerbillinen charakteristischen *Pfotentrommeln* bekämpfen die Gegner einander mit kurzen aber kräftigen Schlägen der Vorderextremitäten, wobei sie sich mit trippelnden Schritten auf den Hinterbeinen im Gleichgewicht halten. Mit zunehmender Heftigkeit gehen beide zum Ringkampf über, wobei sie die Arme ineinander verschränkt haben. So entsteht schließlich jene für Gerbillinen charakteristische hochritualisierte Form des Kampfverhaltens, das Lataste (1837) erstmals bei *Dipodillus* beobachtete und beschrieben hat. Führt diese Kraftprobe nicht die Entscheidung herbei, so kommt es zum *Beißkampf,* wobei die Gegner einander mit Bissen in Schnauze und Schwanzwurzel traktieren. Unter Gefangenschaftsbedingungen kann dies sogar zum Tode des Schwächeren führen. In der Regel dauern diese Entscheidungskämpfe aber nicht lange und der Unterlegene geht in *Demutstellung.* Mit einer plötzlichen Senkung des Kopfes und Drehung des Oberkörpers in halb aufrechte Stellung bietet er Kehle und Flanke dem Angreifer dar; die Ohren sind fest angelegt, die Augen geschlossen. Um seine endgültige Unterwerfung anzuzeigen, dreht sich der Unterlegene entweder auf den Rücken oder er bietet in aufrechter Stellung dem Sieger seine Bauchseite dar, was mit ziemlicher Sicherheit beim Angreifer die Beißhemmung auslöst. Alle Kämpfe werden von lautem Kreischen in langgezogen, hohen Tönen begleitet.

Bei der Begegnung mit Vertretern anderer Gerbillinenarten waren nur jene Verhaltensweisen zu beobachten, wie sie auch Artgenossen gegenüber gebräuchlich sind. Als eine auf den Freßfeind gemünzte Verhaltensweise kann man das *Autotomieren,* also das Abreißen der Schwanzhaut oder ganzer Schwanzteile, ansehen.

In Zusammenhang mit der Paarbildung zeigt das Männchen zwischen seinen Versuchen zur körperlichen Annäherung an das Weibchen diesem in auffallender Weise immer wieder den Eingang des von ihm geschaffenen Baues, bis es ihm nach anfänglichem Sträuben auch dorthin folgt. Geruchliche Kontrolle, *soziales Putzen* und *Speicheltrinken* leiten die eigentliche Paarbildung ein. Dabei geht die Aufforderung

hierzu abwechselnd von jedem der Partner aus. So wie das Speicheltrinken, das als typisch kindliche Verhaltensweise in das Paarungszeremoniell übernommen wurde, stellt auch der *Wangengruß* zwischen erwachsenen Tieren oder zwischen Jungen und Eltern eine ritualisierte Form dieser ursprünglichen Instinkthandlung dar. Hierbei tippen die kontaktsuchenden Tiere einander nur flüchtig an die hellen Flecken in der Wangen- und Schnauzenregion des Partners.

Das eigentliche Paarungsvorspiel beginnt mit dem *Treiben* (Abb. 10) des spröden Weibchens durch das Männchen. Die Männchen folgen dabei anscheinend der Duftspur des Weibchens in großer Erregung, die sich im Vibrissenzucken, Horchpeilen und endlich im Eintreten des Descensus testis manifestiert. Nach anfänglichem symbolischen Wegtreten läßt das Weibchen währen der letzten Phase des Treibens das Männchen immer näher herankommen, duldet auch dessen wiederholte Analkontrollen, bis es schließlich seine unmittelbare Paarungsbereitschaft durch die charakteristische Stellung der Lordosis anzeigt. Im Anschluß daran erfolgt dann die Kopula (Abb. 11).

Nach einer Tragzeit von 29 bis 31 Tagen werden in der Regel 4 Junge geworfen, deren Betreuung bei *Dipodillus* fast ausschließlich Sache des Weibchens ist. Die folgende Beschreibung vom Verhalten während der Geburt stammt aus den Protokollen der Filme E 605 und E 606 (Koenig 1960).



Abb. 10 (links). Gerbillus (Dipodillus) dasyurus. Paarungsvorspiel: ♀ zeigt mit „Wegtreten" Sprödigkeitsverhalten. — *Abb. 11 (rechts). Gerbillus (Dipodillus) dasyurus.* Kopula

Zu Beginn des Filmes kann man am trächtigen Weibchen deutlich die Kontraktion der Bauchmuskulatur während der Wehen beobachten. In der Austreibungsphase verharrt das Tier dann in sitzender Stellung. Sobald ein Junges geboren ist, befreit es die Mutter von den letzten Embryonalhüllen, nabelt es ab und veranlaßt das Neugeborene durch Massage des Kopfes mit Krallen und Zähnen zum ersten Atemzug. Bis das Junge fähig ist, die Körperpflege selbst auszuführen, wird es ständig von der Mutter saubergehalten. Die Abgabe von Kot und Harn fördert sie durch intensives Belecken des Bauches. Wie alle Nagetiere tragen auch *Dipodillus* die Jungen im Maultransport ein, wobei sie sie an einer beliebigen Körperstelle erfassen und diese daraufhin sofort in Tragstarre verfallen. Beim Säugen steht oder sitzt die Mutter meist über ihren Kindern. Von den ersten Lebenstagen an veranlaßt sie ihre Kinder zum Speicheltrinken. Dabei hält sie den Kopf eines Jungen zwischen ihren Vorderbeinen und beleckt so lange dessen Schnauze, bis das Junge sein Maul öffnet und seinerseits bei der Mutter Speichel trinkt. Die Schluckbewegungen des Jungen sind dabei deutlich zu sehen.

Jugendentwicklung von *Dipodillus dasyurus* in den ersten drei Lebenswochen

Die folgende Zusammenstellung bietet nur einen vorläufigen Überblick über die wesentlichsten Abschnitte der Jugendentwicklung, da diese solitär lebende Art in Gefangenschaft nur selten zur Fortpflanzung gebracht werden kann (Mendelssohn; Wahrmann litt.). Als wertvolle Grundlage hierfür bot sich die Auswertung des Filmmaterials von Koenig an, das soweit als möglich durch eigene Beobachtungen ergänzt

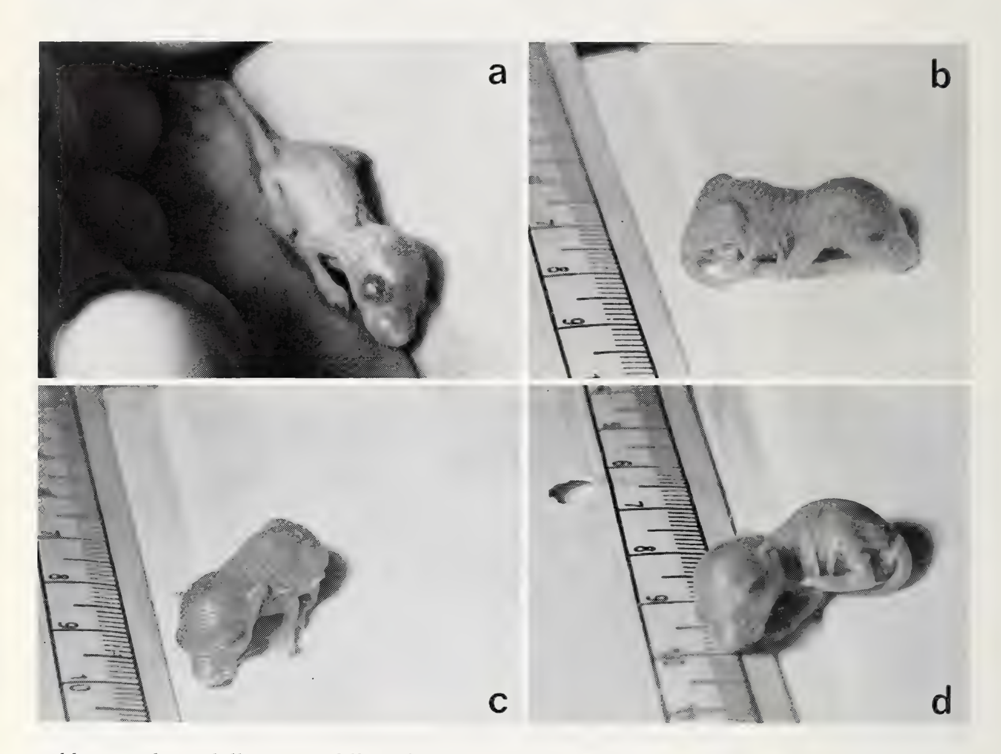


Abb. 12 a–d. Gerbillus (Dipodillus) dasyurus. 3 bis 4 Tage altes Junges. Beachte einfach aufgefaltete Ohrmuschel (c) sowie Putzbewegung mit dem Hinterbein (d)

worden ist. Die Tiere sind gegen Störungen sehr empfindlich, weshalb ich an Hand der wenigen beobachteten Würfe (4) keine vollständigen Tabellen über Wachstum und Gewichtszunahme aufstellen konnte. Da es aber meines Wissens bis jetzt keine Beschreibung von Zuchten gibt, seien diese Beobachtungen trotz ihrer Unvollständigkeit gebracht.

Bemerkungen zum Verhalten von *Meriones vinogradovi* (Heptner, 1931)

Diese Art zeigt in ihrem Verhalten weitgehende Übereinstimmungen mit jenem anderer *Meriones*arten einerseits und den solitär lebenden *Dipodillus* andererseits. Dies läßt – abgesehen von dem allen Nagetieren gemeinsamen Grundkatalog an Verhaltensweisen – auch auf gruppenspezifische Gemeinsamkeiten im Verhaltenskatalog bei allen Gerbillinen schließen. Da es bisher in der Literatur kaum Hinweise auf das Verhalten von *M. vinogradovi* gibt, seien hier ausschließlich jene Verhaltensweisen angeführt, die man als artspezifisch ansehen muß. Im Gegensatz zu anderen *Merinos*-Arten sind *M. vinogradovi* teilweise omnivor und zeigen daher auch Verhaltensweisen beim

Zusammenstellung über die Jugendentwicklung von *Dipodillus dasyurus*

Tag	Körpermerkmale	Verhalten
1. d	Haut graurosa und unpigmentiert, haarlos. Ohrmuscheln, Finger und Zehen verlötet. Gekrümmte Körperhaltung; Schwanz gegen die Bauchdecke eingerollt. Augenbulbus als dunkel pigmentierte Wölbung durch die geschlossenen Lider durchscheinend. Schädelnähte (Fontanellen) und Eingeweide durch die Haut scheinend. Nabel noch zu sehen.	Suchpendeln, Trinken, Milchtritt. Drehen um Körperachse. Piepsen und Rückenlage als Säuberungsaufforderung.
2. d	Haut hellrosa. Tasthügel für Sinneshaare an Kopf, Hand- und Fußwurzel.	Drehen in Bauchlage schwerfällig. Unterkriechen bei Geschwistern (Abb. 12 a).
3. d	Vibrissen als feine Härchen sichtbar. Bei 2 Jungen Ohrmuscheln einmal aufgefaltet; bei allen die lateralen Finger gelöst (Abb. 12 c).	Kreischen, Krabbeln, Umdrehen. Aufrichten des Vorderkörpers. Saugen an vorstehenden Körperteilen der Geschwister.
4. d	Rücken leicht pigmentiert und fein behaart, Schwanz leicht geknickt und halb ausgestreckt. Ohrmuscheln bei allen einmal aufgefaltet; laterale Zehen gelöst.	Koordiniertes Kreuzgangkriechen. Unruhe, wenn nicht in Hautkontakt mit Geschwistern oder Mutter. Speicheltrinken bei Mutter (Abb. 12 d).
5. d	Rücken dunkel gefärbt, Bauchseite rosa. Ohren zum zweitenmal aufgefaltet, Gehörgang noch verschlossen. Nackte Fußsohlen trotz einer vollständigen schütteren Körperbehaarung.	Treten mit allen vier Extremitäten. Putzen mit Vorderbeinen. Strampeln, Gähnen, Zucken im Schlaf. Hochstemmen des Vorderkörpers.
7. d	Gelblich kurzes Fell dorsal, ventral weiße Behaarung; weiße Flecken um Ohr, Schnauze und Kinn sowie Analfeld. Lidspalt dunkel pigmentiert. Fußsohlen mit starken Schwielen zwischen Mittelfuß und Ferse. Schwanz leicht behaart und gestreckt getragen; alle Finger und Zehen gelöst.	Rasches Kriechen, Streben nach dunklen Stellen. Klettern: abwechselnd mit Stemmen mit den Hinterbeinen (V-förmige Stellung) und Hochziehen mit Vorderbeinen. Schwanzbalance. Ohrkratzen (zum Putzverhalten). Sitzen auf Hinterbeinen mißlingt.
9. d	Dichtes gelbliches Fell. Ohren anliegend, Ohrrand mit dunklen Grannen eingesäumt. Strichrichtung nach caudad, nur am Kopf noch Schopfbildung über der Cervikalnaht. Entwicklung der Wangenzeichnung.	
11. d	Kindliche Kopf- und Körperproportionen verändern sich langsam.	Laufen mit Schwanzbalance. Nagen an Futterstücken. Sitzen auf Hinterbeinen. Schlafen in Rückenlage.
12. d	Dichter sandfarbener Pelz mit dunklen Grannen, besonders an der Schwanzspitze. Hand- und Fußflächen bleiben unbehaart. Gesichtszeichnung ähnlich wie bei den Erwachsenen. Kindliche Kopfform.	*Fortsetzung umseitig*

Zusammenstellung über die Jugendentwicklung von *Dipodillus dasyurus*
(Fortsetzung)

Tag	Körpermerkmale	Verhalten
13.—15. d	Augenöffnen. Schneidezähne schon alle durchgebrochen. Bauchdrüsenfeld als dunkle Linie zu sehen.	Beginnendes Neugierverhalten. „Spiele" der Jungtiere.
17.—19. d	Sehende Jungtiere mit adulter Zeichnung.	Bewegungsdrang. Fluchttrieb reift aus (Flohstadium). Junge werden noch immer ins Nest eingetragen; beginnen selbst Futter einzutragen.

Beutefang, die weitgehend mit jenen bei *Dipodillus* übereinstimmen. Alle übrigen von Eibl-Eibesfeldt für *M. persicus* beschriebenen Handlungen des Nahrungserwerbes zeigen auch *M. vinogradovi,* doch fehlt ihnen das „Einholen".

Bei der Anlage eines Baues bzw. des Nestes verfahren sie ebenfalls ähnlich wie *Dipodillus;* Graben als Fortbewegungsart konnte ich nicht beobachten, doch ist das „Stopfen" bei der Aufbereitung des Nistmaterials deutlicher als bei *Dipodillus* zu beobachten, das „Wenden" war nicht mit Sicherheit festzustellen.

Bei *M. vinogradovi* besitzen sowohl Männchen wie Weibchen eine Markierungsdrüse. Das Markieren spielt auch im Verkehr der Familienmitglieder untereinander eine große Rolle. Artfremden Tieren im Revier gegenüber verhalten sie sich unterschiedlich: sie sind tolerant gegen kleine Gerbillinen und vertragen sich auch gut mit anderen *Meriones*-Arten. *Meriones crassus* sah ich einmal die arteigene Kampftechnik, das „Boxen", einem fremdartigen Mitbewohner *(Coëndu prehensilis)* gegenüber mit Erfolg anwenden (Abb. 20 d).

Den Artgenossen gegenüber zeigen sie ähnliches Verhalten, wie es schon bei *Dipodillus* beschrieben wurde; der „Boxkampf" ist die arteigene Kampftechnik. *Zähnewetzen* als Ausdruck höchster Erregung und Kampfbereitschaft konnte ich — im Gegensatz zu Eibl-Eibesfeldt — weder bei *M. vinogradovi* noch bei anderen *Meriones*-Arten beobachten.

Im Paarungsverhalten zeigen sich nur geringfügige Unterschiede gegenüber *Dipodillus,* wohl aber im Verhalten bei der Geburt der Jungen und in bezug auf deren Betreuung. Beim Weibchen macht sich einige Tage nach der Kopulation eine verstärkte Aggression gegen das Männchen bemerkbar. Dieses darf wohl beim Nestbau helfen, wird aber unmittelbar nach der Geburt nicht bei den Jungen geduldet — im Gegensatz zu *M. crassus* und *M. tamariscinus.*

Leider konnte ich Geburt und Abnabeln der Jungen nicht beobachten. Die Betreuung des Wurfes hingegen dürfte — zumindest bei den *Meriones*arten — annähernd gleich wie bei *Dipodillus* verlaufen; auch hier kann man Speicheltrinken und intensive Betreuung des Neugeborenen beobachten.

Bemerkungen über die Verwendung und den Leistungsbereich der Sinnesorgane

Als größtenteils dunkelaktive und unterirdisch lebende Säugetiere weisen die Gerbillinen kennzeichnende Besonderheiten in Bau und Leistungsvermögen ihrer Sinnesorgane bzw. dem damit in Zusammenhang stehenden Ausdrucksverhalten auf.

So ist der *Tastsinn* bei ihnen gut ausgebildet. Über den ganzen Körper verteilt findet man Sinushaare, die im Kopfbereich, aber auch an Hand- und Fußwurzeln in

kleinen Gruppen stehend, aus dem übrigen Fell herausragen. Die langen Schnurrhaare sind in vier Reihen von unterschiedlicher Länge an der Oberlippe angeordnet und dienen neben dem Abtasten des Bodens auch der Prüfung unbekannter Gegenstände. Rhythmisches Vor- und Zurückschnellen der Vibrissen ist als stimmungsabhängiges Ausdrucksverhalten bei allgemeiner Erregung, insbesondere aber beim Aufnehmen fremder Gerüche zu beobachten.

Der *Geruchssinn* umfaßt einen weit gestreuten, differenzierten Leistungsbereich, wie Aufspüren von Nahrung, von Feinden und spielt auch bei der Kontaktnahme mit Artgenossen eine ausschlaggebende Rolle, da diese Rennmäuse sehr empfindlich auf die Duftmarken von Artgenossen, aber auch von artfremden Tieren im Revier reagieren. Ekelerregende Düfte, wie Methylbenzoat oder der Geruch von Küchenschaben veranlaßt sie zu heftigem Niesen und Pfotenschütteln („Ekelgebärde"). Beim Verzehren der Nahrung wird die sehr bewegliche Nasenhaut in regelmäßigen Abständen vorgeschoben und zurückgezogen, wie dies Koenig (1960) vom Siebenschläfer als eine lustbetonte, zusätzliche Nahrungskontrolle beschreibt.

Wie gut differenziert der *Geschmackssinn* ausgebildet ist, war nicht mit Sicherheit festzustellen, denn die Tiere ließen bei oftmaligem, gleichzeitigem Angebot verschiedener Futtersorten nicht erkennen, daß sie eine bevorzugt hätten; man kann vielmehr annehmen, daß das Bedürfnis nach Feuchtigkeit (saftiges Obst) oder die Bewegtheit des Objektes (Insekten) bei der Erstwahl eine Rolle spielt, viel eher als rein geschmackliche Vorzüge.

Wie alle vorwiegend dämmerungsaktiven Tiere haben Gerbillinen verhältnismäßig große, stark vorgewölbte *Augen* mit dunkel pigmentierter Sklera und ringförmiger Pupille. Besonders kleine Gerbillinen wie *Dipodillus dasyurus* und *Gerbillus pyramidum* scheinen weitgehend auf Bewegungssehen eingestellt zu sein. Ob und inwieweit Rennmäuse farbtüchtig sind, hatte ich keine Gelegenheit festzustellen, und es finden sich auch in der Literatur darüber keine Hinweise. Bei Erregung können die Augen merklich vorquellen.

Nach Wisner, Legouix und Petter (1956) scheinen sie aber ein sehr gut differenziertes *akustisches* Unterscheidungs- bzw. Leistungsvermögen zu besitzen. Eibl-Eibesfeldt vermutet, daß *M. persicus* auch noch Töne im Ultraschallbereich hören





Abb. 13. Postnatale Auffaltung der Ohrmuschel bei *Meriones crassus* beim Neonaten *(oben).* Die ursprünglich zweifach eingeschlagene Ohrmuschel löst sich in dieser Zeit und gelangt zu voller Funktionsfähigkeit. Einerseits dient sie neben ihren akustischen Aufgaben dazu, durch Einfalten und Einrollen den Gehörgang vor Substratpartikeln beim Graben zu schützen, andererseits ist sie auch Ausdrucksorgan bzw. Stimmungsanzeiger beim adulten Tier *(rechts).* Die halbeingeknickten Ohrmuscheln des *Meriones crassus* zeigen eine entspannte Situation an.

kann, doch bin ich der Überzeugung, daß dies in unmittelbarem Kontakt mit den Artgenossen keine Rolle spielt, da die vokale Verständigung innerhalb einer Sozietät sich durchaus im menschlichen Hörbereich bewegt. Es wäre aber durchaus denkbar, daß diese Fähigkeit sehr wohl zum Orten und Lokalisieren von Feinden, vor allem über größere Distanzen besteht; wie ja auch die artspezifischen Trommelrhythmen bei Nachahmung die entsprechende Antwortreaktion auslösen, Geräusche von anderer Tonqualität hingegen (Maschineschreiben, Radio, Kreissäge) aber unbeachtet bleiben. Als besondere Ausdrucksbewegung ist neben dem Horchpeilen, vor allem bei *M. vinogradovi* das Einknicken der Ohrmuscheln als fein differenzierter Stimmungsanzeiger ausgebildet, wobei je nach Knickungswinkel — etwa analog zur differenzierten Mimik mancher Raubsäuger — die freundliche oder aggressive Stimmung des Tieres abgelesen werden kann (siehe auch Abb. 13).

Soziologie

Eisenberg (1966) charakterisiert die Gerbillinen als eine Gruppe, die ein weites Spektrum vieler verschiedenartiger sozialer Typen zeigt. Da das Sozialverhalten vor allem die abgestimmten Leistungen Artgleicher füreinander fordert, lassen sich bestimmte Verhaltenselemente — je nach Integrationsniveau im Sinne von Tinbergen (1952) jenen Funktionskreisen zuordnen, die für den Zusammenhalt einer Gruppe wichtig sind.

Bis zu welchem Grad eine Gerbillinenart als sozial lebend angeprochen werden kann, läßt sich meist schon an ihrer *Körperzeichnung* ablesen, da laut Fiedler (1964) die gesamte Körperoberfläche sowie deren Anhänge bei allen Säugetieren Ausdrucksorgan bzw. Ausdrucksmittel ist. So zeigen *Dipodillus dasyurus* und *Gerbillus pyramidum* eine Gesichtsmaske (Abb. 1a, 1b), die durch das Zusammenfließen weißer Flecken über den Augen, hinter den Ohren, an Kinn, Wangen und den Mundwinkeln entstanden ist und die möglicherweise als *Höhlengesicht* wirkt, d. h. eine optische Warnung für den Artgenossen bedeutet, wie es Abel (1965) bei den streng territorialen *Blennius*-Arten der Adria beschreibt. Die Abbildungen jener Gerbillinenarten, welche Walker (1964) als solitär lebend bezeichnet, zeigen ähnliche Masken; *Meriones* hingegen, die sozial leben, haben im Kopfbereich nur Flecken hinter den Ohren oder am Mundwinkel, anscheinend sind diese — phylogenetisch gesehen — „erhalten geblieben" (Abb. 1d).

Im Zusammenleben spielt ferner — wie bereits erwähnt — das Markieren eine bedeutsame Rolle. Alle von mir beobachteten Gerbillinenmännchen (bei *Meriones* auch Weibchen) besitzen, sobald sie geschlechtsreif geworden sind, an der Bauchseite ein medioventral gelegenes Drüsenfeld, das seitlich von borstenartig steifen Haaren umgrenzt ist. Das Drüsengebiet selbst zeigt meist dunkelbraune Färbung, ist haarlos und läßt bei

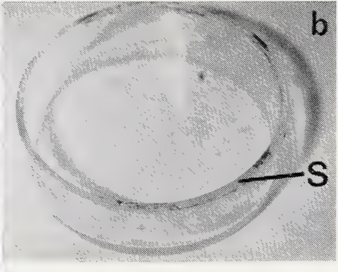


Abb. 14 a und b. Medioventral gelegenes Duftdrüsenfeld (D) bei einem *Meriones vinogradovi* ♂, — markierte Futterschüssel mit Sekretspuren (S), die deutlich als dunkle Stellen zu erkennen sind

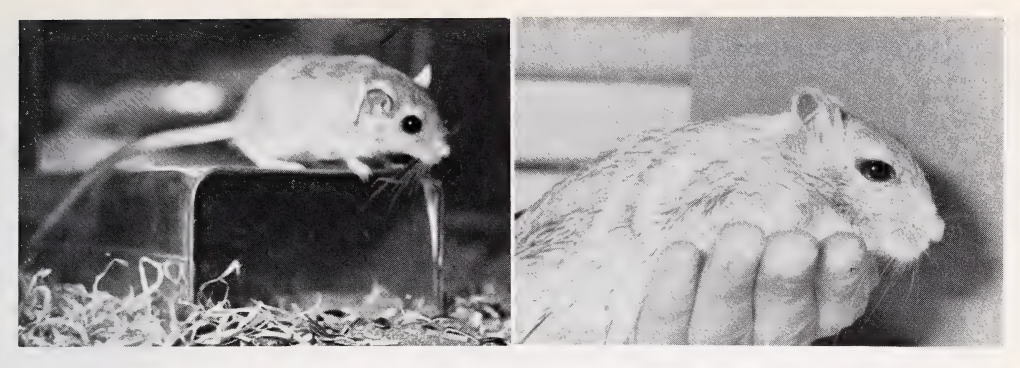


Abb. 15 (links). Gerbillus (Dipodillus) dasyurus. Typische Stellung beim Trommeln
Abb. 16 (rechts). Ohrenspiel von *Meriones vinogradovi* ♀ als Stimmungsanzeiger

leichter Vergrößerung warzige Erhebungen erkennen (Abb. 14). Das austretende Sekret, eine talgig-schmierige Substanz, ist meist gelblich gefärbt und strömt einen charakteristischen Geruch aus, der bei *Meriones vinogradovi* an jenen von Honigwaben erinnert. Probeschnitte von diesen Hautstellen zeigen bei *M. vinogradovi* und *G. pyramidum* ein Gemisch von Duft- und Talgdrüsen mit holokriner Sekretion (Färbung: Haematoxylin-Eosin bzw. Azokarmin). Diese Markierungsdrüse erfüllt einen doppelten Zweck: sie dient einerseits zum Markieren des Reviers, andererseits wirkt das Sekret sicher sozial bindend und man könnte direkt von einer *Pheromonwirkung* (Etkin 1964) sprechen. So konnte ich wiederholt beobachten, daß frisch gesetzte Duftmarken des paarungswilligen Männchens in deutlich wahrnehmbarer Weise das Weibchen paarungsbereit machten. In einem beobachteten Fall *(M. vinogradovi)* war das vorher spröde Weibchen dadurch innerhalb von $1^1/_2$ Stunden in den Oestrus gekommen.

Ist das Trommeln (Abb. 15) als akustisches Ausdrucksverhalten mit stark sozial bindender sowie stark territorialer Wirkung anzusehen, so kann das allen Gerbillinen gemeinsame ritualisierte Drohgraben als optische Reviermarkierung gegenüber Revierfremden einerseits, andererseits aber auch als Demonstration hierarchischer Überlegenheit (vor allem bei den sozial lebenden *Meriones*-Arten) gegenüber den Rangniederen angewendet werden.

Aus dem Bereich kindlicher Verhaltensweisen wäre das aus dem Speicheltrinken entstandene Schnauzenlecken zu nennen, das vor allem bei *Meriones*-Arten als zeremonieller Wangengruß bei der Begegnung der Sippenmitglieder verwendet wird, in-



Abb. 17. Meriones vinogradovi ♀ mit Jungen am Nest (Photo: F. Krapp)



Abb. 18 a und b. Meriones crassus ♀ mit ca. 12 Tage alten Jungen (a), Familie am gemeinsamen Schlafplatz (b)

dem die Tiere einander gegenseitig an den weißen Mundwinkelflecken mit der Schnauze flüchtig berühren.

Das Kampfverhalten haben Gerbillinen auf zwei verschiedene Weisen ritualisiert: während es bei den solitären *D. dasyurus* – wie schon im Ethogramm beschrieben – aus dem anfänglichen gegenseitigen Androhen und Aufrichten zu jener merkwürdigen Umklammerung kommt (Abb. 9), die man als Walzertanzen bezeichnet, haben die sozial lebenden *Meriones*-Arten die Boxkämpfe entwickelt (Abb. 20 d).

Schließlich zeigen sich Unterschiede in der sozialen Struktur der Art am deutlichsten während der Fortpflanzungszeit, insbesondere bei der Jungenaufzucht. Bei *Dipodissus dasyurus* beschränkt sich das Familienleben im wesentlichen auf Paarungszeit und Jugendentwicklung, und die Familie bleibt bis zur Geschlechtsreife der Jungen einigermaßen verträglich beisammen. Das Männchen wird auf keinen Fall während und nach der Geburt bis zum Sehendwerden der Jungen im Nest geduldet; später kann es sich – zumindest nach Beobachtungen in Gefangenschaft – unter Umständen an der Betreuung beteiligen. In einem beobachteten Fall durfte das Männchen wohl im selben Terrarium bleiben, sich aber den noch blinden Jungen nicht nähern. Später wohnte es im selben Nest und schlichtete auch Streitigkeiten zwischen den halbwüchsigen Männchen. Sobald die Jungen geschlechtsreif geworden sind, was nach Mitteilung von MENDELSSOHN nach ungefähr drei Monaten der Fall ist, werden die Familienmitglieder untereinan-

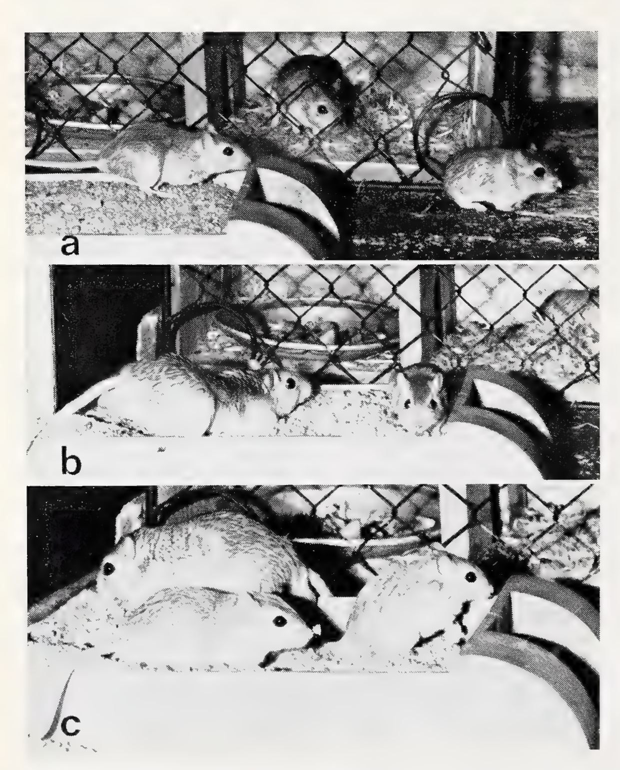


Abb. 19 a–c. Meriones crassus. Symbolgraben (a) und Markieren (b) des ranghöheren ♂. ♂ mit Jungen an der gemeinsamen Futterschüssel (c)

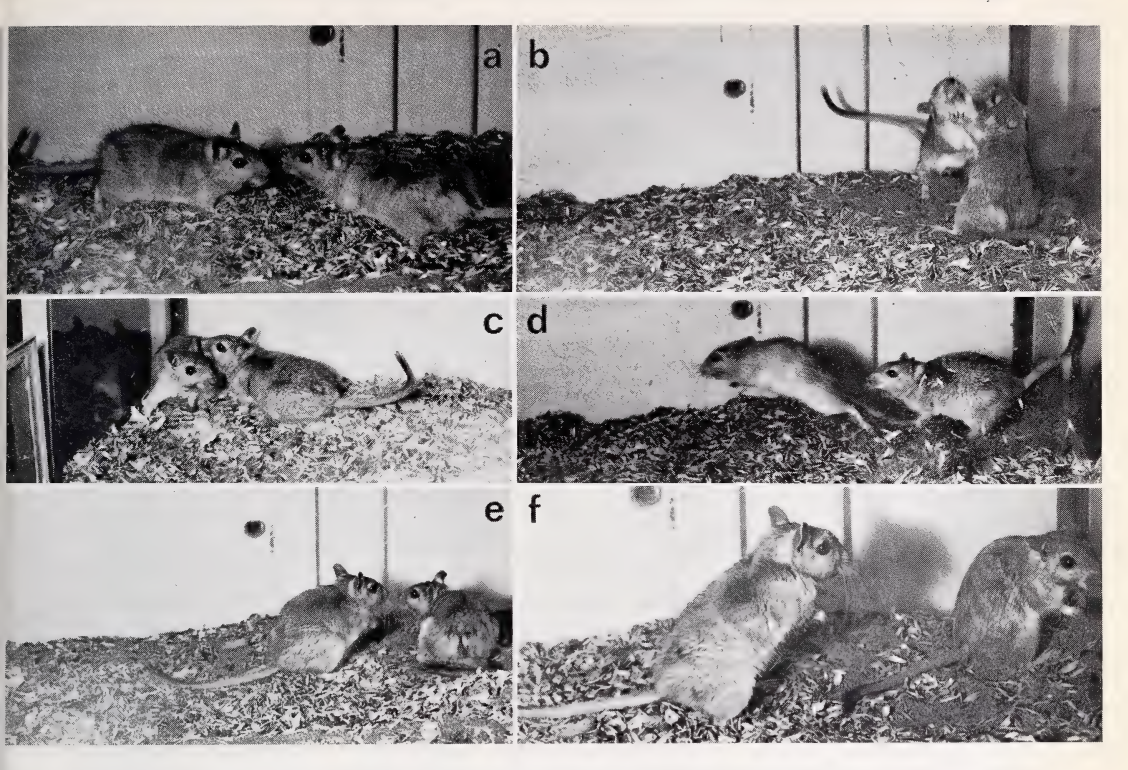


Abb. 20 a–f. Meriones vinogradovi. Kampfverhalten: typische „Boxkampfstellung" (b), Demutstellung des Unterlegenen (f)

der sehr unverträglich, und man muß dann die Jungen unbedingt entfernen. Ob es vielleicht länger dauernde Bindungen als nur eine Saison zwischen den Geschlechtspartnern gibt, wäre — nach dem hier beobachteten Fall — nicht auszuschließen.

Innerhalb des Genus *Meriones* waren gewisse Entwicklungsstadien sozialer Integration zu beobachten. Bei *M. vinogradovi* (Abb. 17) halten die Mütter nach Möglichkeit die Männchen von den unbehaarten Jungen fern; späterhin — und hier ergeben sich auffallende Konvergenzen zu dem bei *D. dasyurus* beobachteten Fall — greifen die Männchen in die Rangordnungskämpfe der Jungen ein oder wenn diese den Eltern das Futter streitig machen wollen. Überhaupt scheint *M. vinogradovi* die Art mit geringster sozialer Bindung innerhalb des Genus zu sein. Junge Männchen werden mit Eintritt der Geschlechtsreife in heftige Revierkämpfe verwickelt und schließlich aus dem Heimatterritorium vertrieben. Bei *M. crassus* (Abb. 18) beteiligen sich die Väter von Anfang an intensiv an der Jungenbetreuung, werden im Nest geduldet und verteidigen die Jungen auch. *M. tamariscinus*-Männchen können nicht selten bei der Jungenbetreuung die Aufgaben des Weibchens weitgehend übernehmen, d. h. sie lösen die Mutter während der Säugepausen ab, wärmen und säubern die Jungen, tragen davonlaufende Junge wieder ein und verteidigen sie auch heftig. Bei dieser Art sah ich auch die Jungen bei Männchen öfters Speichel trinken, wie sie es sonst nur bei der Mutter taten.

Bei jenen Arten, bei denen die Jungtiere auch nach Erreichung der Geschlechtsreife im Familienverband bleiben, schafft das alte Männchen durch sein stetiges Eingreifen in die Auseinandersetzung zwischen den Jungtieren eine gewisse Rangordnung innerhalb der Familie und spielt dementsprechend die dominierende Rolle. Solange die

Jungen noch klein sind, steht das Weibchen in dieser Hierarchie an zweiter Stelle, wird aber später von den geschlechtsreif gewordenen jungen Männchen auf den dritten Platz verdrängt. Junge Weibchen aus dem eigenen Wurf oder auch junge, fremde Weibchen nehmen den letzten Platz ein. Diese Rangunterschiede innerhalb einer Familie oder Sippe lassen sich deutlich an den gemeinsamen Schlaf- und Futterplätzen beobachten (Rangordnungskämpfe, siehe auch Abb. 19). So kann der Ranghöhere dem Rangniederen jederzeit das Futter wegnehmen oder durch Drohgraben (Abb. 19a) von der Futterschüssel vertreiben; doch dürfen noch nicht geschlechtsreife Junge den alten Tieren jederzeit das Futter wegnehmen bzw. am selben Brocken mitfressen. Die Verteidigung der Familie gegen Feinde scheint ausschließlich Sache des alten Männchens zu sein.

Für die Sippenbildung (= dauernder Familienverband) ist es, wie schon Eibl-Eibesfeldt (1951b) bei *M. persicus* beobachtete, von entscheidender Bedeutung, daß die Jungtiere mit den Geschwistern und Eltern intensiv spielen, weil dadurch die Kontaktfähigkeit gefördert wird. Spielbalgen, soziales Putzen und Fluchtspiele waren zu beobachten. Dieses Verhalten zeigen *Dipodillus*-Junge nur andeutungsweise. Bis zu welchem Grad eine Art Instinkthandlungen ritualisiert hat, ist ebenfalls ein verläßlicher Hinweis auf ihre Sozialstruktur. *Meriones*-Arten dürften — wenn man die bereits vorhandene Literatur in die Bewertung miteinbezieht (Petter; Rauch; Salzmann; Eibl-Eibesfeldt), in dieser Hinsicht das höchste Niveau erreicht haben. An der Basis dieser stammesgeschichtlichen Entwicklungsreihe innerhalb des Genus dürften die wenig sozial bzw. die solitär lebenden Kleingerbillinen stehen. Ist z. B. bei *D. dasyurus* auch während der Fortpflanzungszeit eine starke Aggressivität gegen den Partner zu beobachten, sowie mit dem Eintreten der Geschlechtsreife bei den Jungtieren die baldige Auflösung des Familienverbandes, so ließe sich hingegen innerhalb des Genus *Meriones* die stufenweise Integration zur Sippenbildung über Großfamilien *(M. crassus)* zu Familienkolonien *(M. tamariscinus)* bis zu den Riesenkolonien von *Rhombomys opimus* verfolgen, welche in der Dauerhaftigkeit des Sozialgefüges den höchsten Grad erreicht haben dürften.

Zusammenfassung

Im Verlauf von 4 Jahren wurden die Gerbillinenarten *Gerbillus (Dipodillus) dasyurus, Meriones vinogradovi, M. crassus* und *M. tamariscinus* in Gefangenschaft gehalten, gezüchtet und vergleichend beobachtet. Die Tiere stammten aus dem vorderasiatischen Verbreitungsgebiet der Unterfamilie, *Dipodillus* aus der Negev-Wüste in Israel. Bei *Dipodillus* ist es erstmals gelungen, diese Tiere in Gefangenschaft zur Fortpflanzung zu bringen; deren Jugendentwicklung — unter Auswertung der Filme von Koenig (1960) — sowie jene der drei genannten *Meriones*-Arten ergänzen die Ethogramme.

Entspricht das Verhalten der Gerbillinen im allgemeinen auch weitgehend dem Nagetierschema (Eibl-Eibesfeldt), so lassen sich daraus doch gewisse Schlüsse auf verwandtschaftliche Besonderheiten einerseits sowie auf bestimmte Anpassungserscheinungen an das Leben unter extremen Bedingungen andererseits ableiten, wie sich dies z. B. bei drei Arten der Reviermarkierung zeigt, die optisch durch Drohgraben, akustisch durch artspezifisch unterschiedliche Trommelrhythmen und geruchlich durch ein Sekret, das aus einem medioventral gelegenen Drüsenfeld stammt, zeigt. Diese Markierungsdrüse war im männlichen Geschlecht bei allen beobachteten Arten festzustellen, bei *Meriones vinogradovi* auch bei den Weibchen.

Im sozialen Verhalten zeigt sich die Tendenz zur Entwicklung dauernd sozial lebender Formen *(Meriones)*, die phylogenetisch ursprünglicheren Gerbillinen wie *Dipodillus* kann man als solitär lebend bezeichnen. Dieselbe Tendenz wird auch im Verhalten den Jungen gegenüber deutlich; bei *Dipodillus* erfolgt die Betreuung des Wurfes in der Regel fast ausschließlich durch das Weibchen, bei *Meriones*-Arten beteiligen sich mehr oder weniger intensiv beide Eltern daran. Bei allen tritt als kindliche Verhaltensweise „Speicheltrinken" (bei den Eltern) auf, das unter den erwachsenen Tieren in ritualisierter Form als Grußgeste dient. Eine ritualisierte Verhaltensweise ist auch das „Drohgraben". Zwei unterschiedliche Kampfriten haben Gerbillinen für arteigene Auseinandersetzungen entwickelt: das „Walzertanzen" bei *Dipodillus* und den „Boxkampf" bei *Meriones.*

Summary

Observations on the biology of some Gerbillinae (Jirds), especially of Gerbillus (Dipodillus) dasyurus, (Myomorpha, Rodentia) in captivity. I. Behaviour

During a 4-year-period the following gerbil species *Gerbillus (Dipodillus) dasyurus, Meriones vinogradovi, M. crassus* and *M. tamariscinus* have been observed comparatively and bred in captivity. The animals came from the Near Eastern region of the wide-spread distribution of this subfamily. *M. vinogradovi* probably from Turkey, *D. dasyurus* and *M. tamariscinus* from the Negev-Desert of Israel.

For the first time a complete ethogram of *Dipodillus* is given, including sexual behaviour and the development of the young; the youth-development was completely observed including the interpretation of two films made by Koenig (1960) as well as that of the three *Meriones*-species mentioned above.

The *behaviour* of Gerbils in general is largely according to that of all rodents although it can be judged on certain peculiarities within the relationship as well as on certain adaptions to life under extreme conditions. This is e.g. shown in three kinds of marking the territory: Gerbils for this use three different methods: optically by "ceremonial digging", acoustically by "drumming rhythmus" — which differ from species to species in theit frequence —, and olfactory by marking the territory with a secretion of their midventral gland area.

Social behaviour shows a tendency to develop permanent social groups as e. g. in *Meriones;* phylogenetical more basic forms as the genus *Gerbillus* can be regarded living solitary. The same tendency from solitarity to the building of social groups can be observed in the behaviour between parents and youngs: in *Dipodillus* generally only the females take care of the litter. In all *Meriones* species observed both sexes have been watched in taking care of the young, more or less intensively. In all Gerbil species the young show "mouth-licking" as an infantile behaviour which serves as greeting gesture between adults in a more ritualized form. As a ritualized behaviour too the "threating digging" must be regarded.

For their intraspecific fights Gerbils have developed two different fighting rites, the "waltzing" in *Dipodillus* which can be regarded as a more specialized and modified form of the common "boxing" in *Meriones.*

Literatur

Abel, E. F. (1964): Freiwasserstudien zur Fortpflanzungsbiologie zweier Mittelmeerfische, *Blennius canavae* Vinc. und *Blennius inaequalis.* Z. Tierpsychol. **21,** 205—222.

Aharoni, B. (1932): Die Muriden von Palästina und Syrien. Z. Säugetierkunde **7,** 166—240.

Allen, G. M. (1915): Mammals obtained by the Philipp Palestine Exp. Bull. Mus. Comp. Zool. Cambr. Mass. **59,** 3—14.

— (1954): A Checklist of African Mammals. Bull. Mus. Comp. Cambr. Mass. **83,** 1—763.

Aschoff, J.; Meyer-Lohmann, (1954): Die 24-Stunden-Periodik von Nagern in natürlicher und künstlicher Beleuchtung. Z. Tierpsychol. **11,** 476—487.

Bodenheimer, F. S. (1955): Animal life in Palestine. Jerusalem.

Bourlière, F. (1951): The natural history of Mammals. London.

Buxton, P. A. (1923, 1955): Animal life in desert. London: Arnold Publ.

Chaworth-Musters, J.; Ellerman, J. R. (1947): A revision for the genus *Meriones.* Proc. Zool. Soc. London. **117.**

Dieterlen, F. (1962): Geburt und Geburtshilfe bei der Stachelmaus *Acomys cahirinus.* Z. Tierpsychol. **19,** 191—222.

Eibl-Eibesfeldt, I. (1951 a): Beobachtungen zur Fortpflanzungsbiologie und Jugendentwicklung des Eichhörnchens *(Sciurus vulg.).* Z. Tierpsychol. **8,** 370—400.

— (1951 b): Gefangenschaftsbeobachtungen an der persischen Wüstenmaus *(Meriones persicus* Blanf.). Z. Tierpsychol. **8,** 400—432.

— (1957): Das Verhalten der Nagetiere. Handb. Kükenth. Zool. **8** (10, 13), 1—88.

Eisenberg, J. F. (1966): The social organization of mammals. Handb. Zool. Kükenth. **8** (10, 7), 1—92.

Ellerman, J. R. (1941): The families and genera of living rodents. Brit. Mus. London. **2.**

Ellerman, J. R.; Morrison-Scott, T. C. S. (1951): A checklist of Palearctic and Indian Mammals. Brit. Mus. (Nat. Hist.). London.

Fiedler, W. (1964): Die Haut der Säugetiere als Ausdrucksorgan. Stud. Gen. **17,** 362—390.

Harrison, D. L. (1956): Gerbils from Iraq with a description of a new gerbil. Journ. Mammal. **37,** 417—422.

Heim de Balsac, H. (1943): Mission Th. Monod. Genre nouveau de rongeur (Gerbillinae), de Mauretanie. Bull. Mus. Nat. Hist. **2,** 15, 287—288.

Heptner, W. G. (1931 a): Notizen über Gerbillinae (Mammalia). Zool. Anz. **94,** 119—122.

— (1931 b): Über die Benennung der transkaukasischen Wüstenmäuse der *meridianus-erythrourus*-Gruppe. Zool. Anz. **94,** 273—276.

HEPTNER, W. G.; MORSOVA-TUROVA; ZALKIN (1956): Die Säugetiere der Schutzwaldzone. Berlin: VEB Dt. Vlg. Wiss.
HOESCH, W. (1960): Über die Tierwelt im Gebiet der südwestafrikanischen Wanderdünen. Natur u. Volk **90**, 252—264.
KIRCHSHOFER, R. (1956): Freilandbeobachtungen und Gefangenschaftsbeobachtungen an der nordafrikanischen Rennmaus *Gerbillus nanus*. Z. Säugetierkunde **23**, 33—49.
KOENIG, L. (1960): Das Aktionssystem des Siebenschläfers *(Glis glis* L.). Z. Tierpsychol. **17**, 427—505.
LEGOUIX, J. P.; PETTER, F.; WISNER, A. (1954): Étude de l'audition chez les mammifères à bulles tympaniques hypertrophées. Mammalia **3**.
LORENZ, K. (1951): Ausdrucksbewegungen höherer Tiere. Naturwiss. **38**, 113—116.
MATTHEY, R. (1957): Cytologie et taxonomie du genre *Meriones* Illiger (Rodentia, Muridae, Gerbillinae). Sgtkdl. Mittlg. **5**, 145—150.
MEASROCH, V. (1954): Growth and reproduction of two species of Gerbils, *Tatera brantsi* and *Tatera afra*. Proc. Zool. Soc. London. **124**.
PETTER, F. (1951): Contribution à l'étude de *Meriones vinogradovi* Heptner 1931 (Rongeurs, Gerbillides). Mammalia **19**, 391.
— (1952 b): Note sur la systematique de quelques rongeurs désertiques. Proc. Int. Symp. on Des. Res. Jerusalem.
— (1953): Note préliminaire sur l'écologie et l'éthologie de *Meriones libycus* (Rongeurs, Gerbillidae). Mammalia **17**, 281.
— (1956 a): Caractères comparés de *Gerbillus allenbyi* et de deux antres éspèces du sous-genre *Gerbillus*. Mammalia **20**, 231—237.
— (1957): Liste commente des éspèces des Gerbillides de Palestine. Mammalia **21**, 241.
— (1956 b): Evolution du dessin de la surface d'usure de molaires de *Gerbillus, Meriones, Pachyuromys* et *Sekeetamys*. Mammalia **20**, 419—426.
— (1961): Repartition géographique et écologie des rongeurs désertiques (du Sahara occidental à l'Iran oriental). Mammalia **25**.
PETTER, F.; SEYDAN; MOUSTACHFI (1957): Données nouvelles sur la repartition des Gerbillides et de quelques autres rongeurs en Iran et en Iraq. Mammalia **21**, 111—120.
RAUCH, F. (1956): Zum Verhalten von *Meriones tamariscinus*. Z. Säugetierkunde. **22**.
SALZMANN, R. Ch. (1963): Beiträge zur Fortpflanzungsbiologie von *Meriones shawi* (Mammalia, Rodentia). Rev. Suisse. Zool. **70**, 343—452.
ŠEBEK, Z. (1960): Neue Artkriterien bei den Mäuseartigen (Fam. Muridae). Symp. theriol. Brno. 318—325.
SETZER, H. (1952): Notes on mammals from the Nile Delta Region of Egypt. Proc. Nat. Mus. Wash. **102** (3306), 343—369.
SHILLITO, E. (1963): Exploratory behaviour in the short tailed vole *Microtus agrestis*. Beh. **21**, 145—154.
SIMPSON, G. G. (1945): The principles of classification of mammals. Am. Mus. Nat. Hist. **85**.
TEMBROCK, G. (1964): Verhaltensforschung. 2. Aufl. Jena: G. Fischer.
THENIUS, E.; HOFER, H. (1961): Stammesgeschichte der Säugetiere. Heidelberg: Springer.
THOMAS, O. (1908): Psammomys of the alluvial soil of the Nile Delta. Ann. and Mag. Nat. Hist. **2**, 91—92.
TINBERGEN, N. (1952): Instinktlehre. Hamburg u. Berlin: Paul Parey.
— (1955): Tiere untereinander. Hamburg u. Berlin: Paul Parey.
TULLBERG, T. (1899): Über das System der Nagetiere. Upsala.
WALKER, E. et al. (1964): Mammals of the world. Baltimore Press.
WASSIF, K. (1954): The bushy tailed gerbil *Gerbillus caulurus* Thomas of South Sinai. Journ. Mammal. **35**, 243—248.
WISNER; LEGOUIX; PETTER, F. (1954): Étude histologique de l'oreille et un rongeur à bulles tympaniques hypertrophées: *Meriones crassus*. Mammalia **17**, 371—374.
WOOD, A. E. (1955): A revised classification of the rodents. Journ. Mammal. **36**, 2.
ZAHAVI, A.; WAHRMANN, J. (1955): Cytological contribution to the phylogeny and classification of the rodent genus *Gerbillus*. Nature. **175**, 600—602.
— (1957): The cytotaxonomy, ecology and evolution of the gerbils and jirds of Israel (Rodentia, Gerbillinae). Mammalia **21**, 341.

Filme

EIBL-EIBESFELDT, I. (1953): *Meriones persicus* (Blanf.) Graben, E 20.
KOENIG, O. (1960): *Dipodillus dasyurus* — Geburt und noch nicht sehende Jungtiere, E 605.
— (1960): *Dipodillus dasyurus* — Sehende Junge, E 606.

Anschrift der Verfasserin: Dr. URSULA FIEDLER, Hadikgasse 112/13, A – 1140 Wien

Zur Einbürgerung von Damwild (*Cervus dama* Linné, 1758) im Raum Schleswig

Von Günter Heidemann

Aus dem Institut für Haustierkunde der Christian-Albrechts-Universität Kiel
Direktor: Prof. Dr. Dr. h. c. W. Herre

Eingang des Ms. 14. 6. 1973

In der vorliegenden Arbeit wird der Versuch unternommen, aus einem eng umrissenen Gebiet, dem Raum um Schleswig im nördlichen Schleswig-Holstein, einen 1937 begonnenen Einbürgerungsversuch mit Damwild zu beschreiben sowie die Entwicklung der daraus hervorgegangenen Population nach Zahl und Verbreitung kurz zu kennzeichnen.

Niethammer (1963) bedauert, daß die zahlreichen Einbürgerungen und Einbürgerungsversuche von Tieren kaum noch überschaubar und kontrollierbar sind. Vielfach fehlen Unterlagen und Informationen gänzlich, oder die vorliegenden sind kaum verwertbar. Bei der Bearbeitung ökologischer und tiergeographischer Probleme sowie populationsgenetischer Fragen kommt jedoch der Kenntnis über die Einbürgerung von Tieren eine besondere Bedeutung zu. Somit erscheint es notwendig, der Forderung von Niethammer nachzukommen, diesen anthropogenen Faunenveränderungen rechtzeitig erhöhte Aufmerksamkeit zu schenken und vorhandenes Material zu sichten und zusammenzustellen.

Als Unterlagen für diese Zusammenstellung dienten mir die Abschußmeldungen der Jagdbehörden der Kreise Schleswig und Husum aus dem Zeitraum von 1955 bis 1970 sowie die Jagdbücher des Staatlichen Forstamtes Schleswig aus den Jahren 1959 bis 1970. Besonderen Dank schulde ich Herrn Forstamtmann H. Schütze, Schleswig, dem Initiator der Einbürgerungsaktion, der mir mündlich wertvolle Hinweise vermittelte. Weitere Informationen erhielt ich von Herrn H.-J. Preissler, Ostenfeld.

Im Raum Schleswig war in neuerer Zeit bis 1937 als einzige Schalenwildart nur das Reh *(Capreolus capreolus)* vertreten. Damwild kam lediglich im Norden und Nordosten des angrenzenden Kreises Flensburg sowie im Süden in den Kreisen Rendsburg und Eckernförde vor. Das Schleswiger Rehwild liegt nach Ellenberg (1971) sowohl in der Häufigkeit als auch hinsichtlich der Qualität seiner Geweihe unter dem Landesmittel für Schleswig-Holstein. Diese Tatsache erkannte bereits Schütze 1937. Er wurde dadurch veranlaßt, zur Bereicherung der Fauna und zur Steigerung der jagdlichen Attraktivität als zusätzliches Wild den Damhirsch einzubürgern.

Das für diese Aktion vorgesehene Gebiet ist gekennzeichnet durch einen zerstreut liegenden Waldbestand, der nur 4,8 % der Gesamtfläche des Kreises einnimmt (Landesmittel Schleswig-Holstein 8,6 %). Nahezu die Hälfte (2,3 %) der Schleswiger Wälder besteht aus Laubwald. Auffällig hoch ist der Anteil der für weite Teile des Landes charakteristischen Wallhecken, den fast ausschließlich mit Laubhölzern bewachsenen *Knicks.* Auf jeden Hektar landwirtschaftlicher Fläche entfallen hier etwa 80 Meter Knick (Landesmittel Schleswig-Holstein 55 Meter). Der überwiegende Teil des Gebietes unterliegt einer ständigen Bewirtschaftung. Bodenart sowie Bodengüte und damit auch die landwirtschaftliche Nutzung sind außerordentlich unterschiedlich. Im zentralen Bereich und im Westen herrschen Sande bzw. lehmige Sande mit Boden-

Z. Säugetierkunde 38 (1973) 341—347

ISSN 0044—3468/ASTM-Coden ZSAEA 7

gütewerten von etwa 18 bis 35 vor, während der Osten durch ein Überwiegen mittelschwerer, lehmiger Böden mit Gütewerten von etwa 36 bis 55 gekennzeichnet ist. Bedingt durch diese Vielfalt steht somit ein Raum zur Verfügung, der durch sein abwechslungsvolles Angebot von deckungsreichen (Laubwald) und deckungsarmen Zonen (Felder und Wiesen) dem Damwild geeignete Lebensmöglichkeiten bietet, wenngleich auch der geringe Laubwaldanteil hier eine Minderung der Qualität des Standortes bedeutet (Angaben aus: Landesplanungsatlas für Schleswig-Holstein 1960).

Zur Vorbereitung der Einbürgerung wurde 1937 durch Schütze im Süden der Gemeinde Idstedt im Staatsforst Schleswig (Abb. 1) ostwärts der Landstraße Schleswig—Flensburg ein ca. 15 000 m^2 großes Eingewöhnungsgatter eingerichtet und im gleichen Jahr mit drei Individuen, einem adulten, trächtigen ♀, einem Jährlings-♀ sowie einem Jährlings-♂ besetzt. Alle Tiere besaßen die Normalfarbe (s. Ueckermann und Hansen 1968). Ihre Provenienz ist nicht ganz geklärt. Bezogen wurden sie über die Tierhandlung Hagenbeck vermutlich aus Mecklenburg. Im ersten Jahr (1937) bereits setzte das trächtige ♀ Zwillingskälber, eine außerordentlich seltene Erscheinung bei Damwild. Nach Schütze soll der Anteil von Zwillingsgeburten im Gebiet Schleswig heute noch ca. 40 % betragen. Im Hinblick auf die geringe Erblichkeit von Zwillingsgeburten (Johansson mdl.) ist diese Beobachtung als eine Besonderheit zu werten. 1938 gelangte durch Einspringen in das Gatter ein einzelner dunkler Hirsch, der vermutlich aus dem nordostwärts gelegenen Gebiet um Rundhof im Kreis Flensburg abgewandert war, zu dem für die Freilassung vorgesehenen Bestand. Das Auftreten dieses Individuums in dem sonst völlig damwildfreien Gebiet um Idstedt muß als besondere Ausnahme gewertet werden, zumal das Vorkommen in Rundhof ca. 30 Kilometer Luftlinie entfernt liegt und zuvor Abwanderungen von dort nie beobachtet worden sind.

1939 wurde das Gatter geöffnet. Es beherbergte zu dieser Zeit 10 Tiere. Zunächst hielt sich das Rudel in seiner unmittelbaren Nachbarschaft im Wald auf. Die Tiere waren halbzahm und wurden täglich während des ganzen Jahres gefüttert. Im Sommer 1942, etwa Mitte Juli, also zu einer Jahreszeit, in der Damwild ein relativ großes Wohngebiet besiedelt (Heidemann 1973), wanderten 5 Individuen (3 ♀♀, 2 ♂♂) in das rund 5 Kilometer Luftlinie entfernte nordwestlich gelegene Waldgebiet Steinholz in der Gemeinde Bollingstedt ab (Abb. 1). Der Rest des Rudels verblieb in der Umgebung des Eingewöhnungsgatters. Die abgewanderten Tiere kehrten bis 1948 jeweils zur Brunft in das Stammgebiet zurück. Nach der Brunft 1948 waren sie dann Standwild im Raum Bollingstedt. Schütze schätzte den Gesamtbestand 1945 auf ca. 50 Exemplare, 1947 auf ca. 70, von denen etwa 40 sich vorwiegend im Steinholz aufhielten. 1958 wurden in der Nähe des ehemaligen Eingewöhnungsgatters zwei männliche Tiere (1 Kalb, 1 Jährling) zur *Blutauffrischung* ausgesetzt. Diese Tiere stammten aus dem Jagdrevier Rixdorf im ostholsteinischen Kreis Plön. Das Kalb wurde im darauffolgenden Jahr in unmittelbarer Nähe des Aussetzungsortes als Spießer überfahren, der andere Hirsch 1961 im Revier Ausselbeck, nördlich von Böklund, ca. 8 Kilometer vom Aussetzungsort entfernt, geschossen.

Die Bejagung beschränkte sich in den ersten Jahren auf wenige abschußnotwendige Individuen. 1943 wurden zwei kranke Tiere (1 ♀, 1 ♂), 1944 1 ♀ geschossen. Bis 1947 beläuft sich die Jagdstrecke auf insgesamt 10 Individuen. Ab 1947 erlaubte der Bestand die Freigabe von jährlich mindestens zwei älteren ♂♂ zum Abschuß. Weibchen wurden weitgehend geschont. Dadurch wuchs die Population schnell heran. Sie wurde 1955 auf etwa 350 Exemplare geschätzt. In diese Zeit fällt eine weitere Vergrößerung des vom Damwild besiedelten Gebietes. So unternahmen etwa ab 1951 kleinere Rudel, vermutlich aus dem Gebiet Steinholz stammend, erste Vorstöße nach Südosten in die Waldungen um Oster — Ohrstedt und Ostenfeld im damaligen Nachbarkreis Husum (Entfernung Luftlinie ca. 17—28 Kilometer). Bis etwa 1960/1961

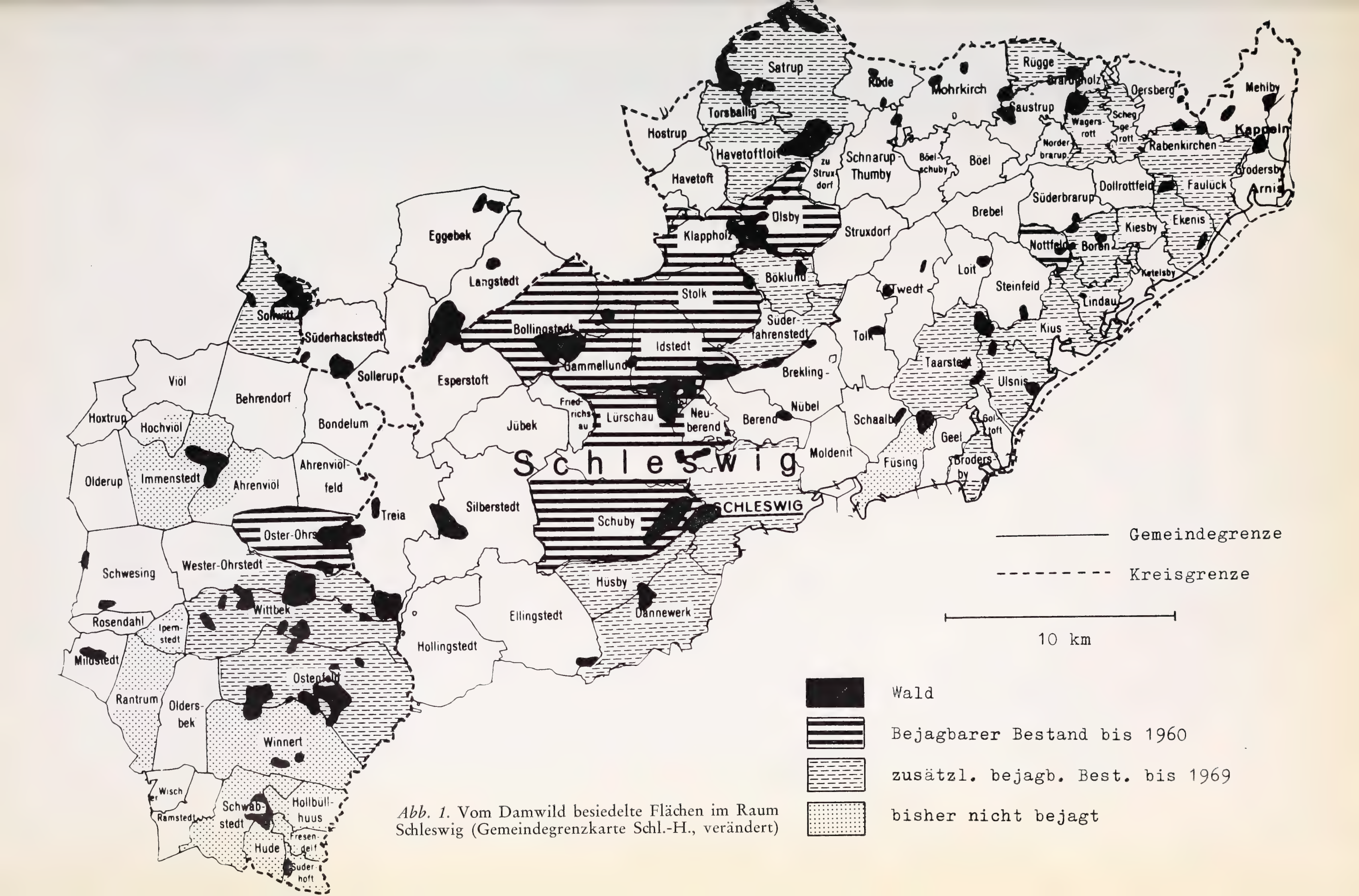


Abb. 1. Vom Damwild besiedelte Flächen im Raum Schleswig (Gemeindegrenzkarte Schl.-H., verändert)

Tabelle 1

Geschossenes Damwild und Fallwild von 1955 bis 1960

Mindestangaben

	♂♂	♀♀ u. juv.	
Idstedt	4	4	
Gammellund	3	6	
Bollingstedt	8	11	
Stolk	1	-	
Klappholz	3	1	
Ülsby	1	-	
Lürschau	4	3	
Neuberend	1	-	
Schuby	1	-	
	26	25	Sa. 51
Nottfeld	-	1	Sa. 1
Oster-Ohrstedt	3	5	Sa. 8

kehrten diese Tiere zum überwiegenden Teil zur Brunft ins Steinholz zurück. Um 1958 wurden einige Tiere Standwild im Raum Oster-—Ohrstedt.

Den nicht ganz vollständigen Unterlagen zufolge befanden sich Damwildbestände, welche eine gelegentliche bzw. regelmäßige Bejagung zuließen, im Jahre 1960 vornehmlich im Gebiet nördlich, westlich und südlich des Aussetzungsortes Idstedt. Diese Bestände besiedelten einen relativ geschlossenen Raum (Abb. 1). Mindestens 51 Tiere wurden von 1955 bis 1910 hier getötet (Tab. 1). Der Anteil von Fallwild, der in dieser Zahl mit eingeschlossen ist, ist außerordentlich gering. Nähere Angaben liegen nicht vor.

Räumlich getrennt von diesem Vorkommen sind die Bestände in Nottfeld und um Oster-Ohrstedt und Ostenfeld (Abb. 1). Der Bestand in Nottfeld dürfte sehr gering gewesen sein. Der Abschuß belief sich lediglich auf ein Damkalb im Jahre 1960. Im Gebiet Oster-Ohrstedt wurden bis 1960 einschließlich insgesamt 8 Stück Damwild geschossen (Tab. 1).

Die Verbreitungsangaben für die Jahre 1961—1969 (Abb. 1) zeigen, daß das Damwild sein besiedeltes Areal weiter vergrößert hat. So kann es jetzt im Norden im Gebiet um Havetoftloit, Torsballig und Satrup bejagt werden. Im Westen kommen die Waldungen um Esperstoft und Langstedt hinzu, im Süden Hüsby, Dannewerk und Schleswig. Im zentralen Bereich um Idstedt wurden von 1961 bis 1969 insgesamt mindestens 555 Individuen (167 ♂♂, 388 ♀♀) geschossen (Tab. 2). Auch das Verbreitungsgebiet im Kreis Husum hat sich weiter ausgedehnt. Neu besiedelt sind u. a. die Flächen um Pobüll, nördlich von Sollwitt, der Bereich Winnert und Hollbüllhuus—Schwabstedt. Aus diesem gesamten Gebiet liegen Meldungen von 85 Tieren vor (63 ♂♂, 22 ♀♀), welche in den Jagdrevieren um Oster–Ohrstedt, Ostenfeld, Wittbeck und Sollwitt erlegt wurden. Nach Auskunft von Preissler ist die Arealvergrößerung jedoch noch nicht abgeschlossen. Neue Damwildbeobachtungen kommen z. B. aus dem Bereich Immenstedt und Drelsdorf. Eine beträchtliche Ausdehnung ist auch im Osten des Kreises Schleswig zu beobachten. Während bis 1960 lediglich in Nottfeld ein Exemplar geschossen wurde, werden aus den Revieren entlang der Schlei und südlich der Grenze zum Kreis Flensburg zunehmend Abschüsse gemeldet. Insgesamt sind es 42 Exemplare (16 ♂♂, 26 ♀♀) von 1960 bis 1969 (Tab. 2). Es konnte nicht geklärt werden, ob diese Bestände sich ausschließlich aus dem Kerngebiet vom Westen her begründet haben oder aber ob eine Zuwanderung aus den Damwildgebieten im Kreis Flensburg mitgewirkt hat. Nach Schütze ist diese kaum denkbar. Die Einwanderung des einzelnen männlichen Stückes im Jahre 1938, welches u. U. aus Rundhof stammte, läßt allerdings doch die Vermutung zu, daß hier eine Vermischungszone aus der auf die Einbürgerung in Idstedt hervorgegangenen Population mit Tieren aus den Beständen im Kreis Flensburg anzunehmen ist.

Eine Zusammenstellung der vorliegenden Abschuß- und Fallwildmeldungen ergibt,

daß von 1943 bis 1969 aus den im Raum Schleswig eingebürgerten Damwildbeständen, evtl. geringfügig ergänzt durch einige Zuwanderer aus dem Kreis Flensburg, mindestens 768 Exemplare geschossen bzw. auf andere Weise getötet wurden.

Nach Schätzungen von SCHÜTTE und PREISSLER sowie Zählungen durch die Revierpächter umfaßt der lebende Gesamtbestand zur Zeit etwa 670 Individuen. Diese leben, bedingt durch den heterogen gestalteten Lebensraum, der in zahlreiche größere und kleinere dem Damwild zusagende Standorte aufgesplittert ist, in sehr verschieden großen Beständen mosaikartig verteilt. Auf die außerordentlich unterschiedlichen Besiedlungsdichten weisen die Abschußzahlen der einzelnen Jagdreviere hin (Tab. 2).

Tabelle 2

Geschossenes Damwild und Fallwild von 1961 bis 1969

Mindestangaben

	♂♂	♀♀ u. juv.	
Idstedt	19	53	
Gammellund	11	58	
Bollingstedt	38	198	
Stolk	4	6	
Klappholz	17	19	
Ülsby	10	3	
Lürschau	8	11	
Neuberend	5	14	
Schuby	4	-	
Hüsby	1	-	
Schleswig	1	-	
Dannewerk	2	-	
Süderfahrenstedt	-	2	
Böklund	6	2	
Havetoftloit	15	5	
Torsballig	-	1	
Satrup	18	8	
Esperstoft	1	1	
Langstedt	7	7	
	167	388	Sa. 555
Wagersrott	1	-	
Scheggerrott	1	2	
Rügge	-	1	
Brodersby	-	3	
Taarstedt	4	6	
Boren	3	3	
Nottfeld	1	-	
Rabenkirchen	3	3	
Faulück	1	2	
Ulsnis	1	-	
Kius	-	3	
Lindau	-	1	
Ekenis	1	1	
Kiesby	-	1	
	16	26	Sa. 42

Wenn in einem Jagdrevier innerhalb von 9 Jahren nur ein Individuum geschossen werden konnte, so ist anzunehmen, daß das Wild hier nur gelegentlich bis regelmäßig als Wechselwild auftritt. Hohe Abschußzahlen deuten an, daß das Wild in relativ hohen Dichten das ganze Jahr über sich in den entsprechenden Gebieten aufhält.

Abb. 2 zeigt einen generalisierten Überblick über die relative Dichte des Damwildes, dargestellt an der durchschnittlichen Anzahl getöteter Individuen pro Jahr (1961–1969) auf 1000 Hektar. Danach weisen die Gebiete in unmittelbarer Nachbarschaft des Aussetzungsortes Idstedt die höchsten Werte auf. An der Spitze steht der Raum Bollingstedt mit 13 Individuen pro 1000 Hektar. Es folgen Gammellund und Idstedt-Neuberend mit 8 bzw. 7 pro 1000 Hektar und Klappholz mit 5 pro 1000 Hektar. In allen übrigen Gebieten liegen die Werte unter 3 Individuen pro 1000 Hektar. Eine Erörterung der Faktoren, die für die unterschiedlichen Dichten in den z. T. biotisch gleichwertig erscheinenden Einstandsgebieten möglicherweise verantwortlich zu machen sind, ist zum jetzigen Zeitpunkt noch nicht möglich, da die Bestandesentwicklung in einem großen Bereich noch nicht abgeschlossen zu sein scheint.

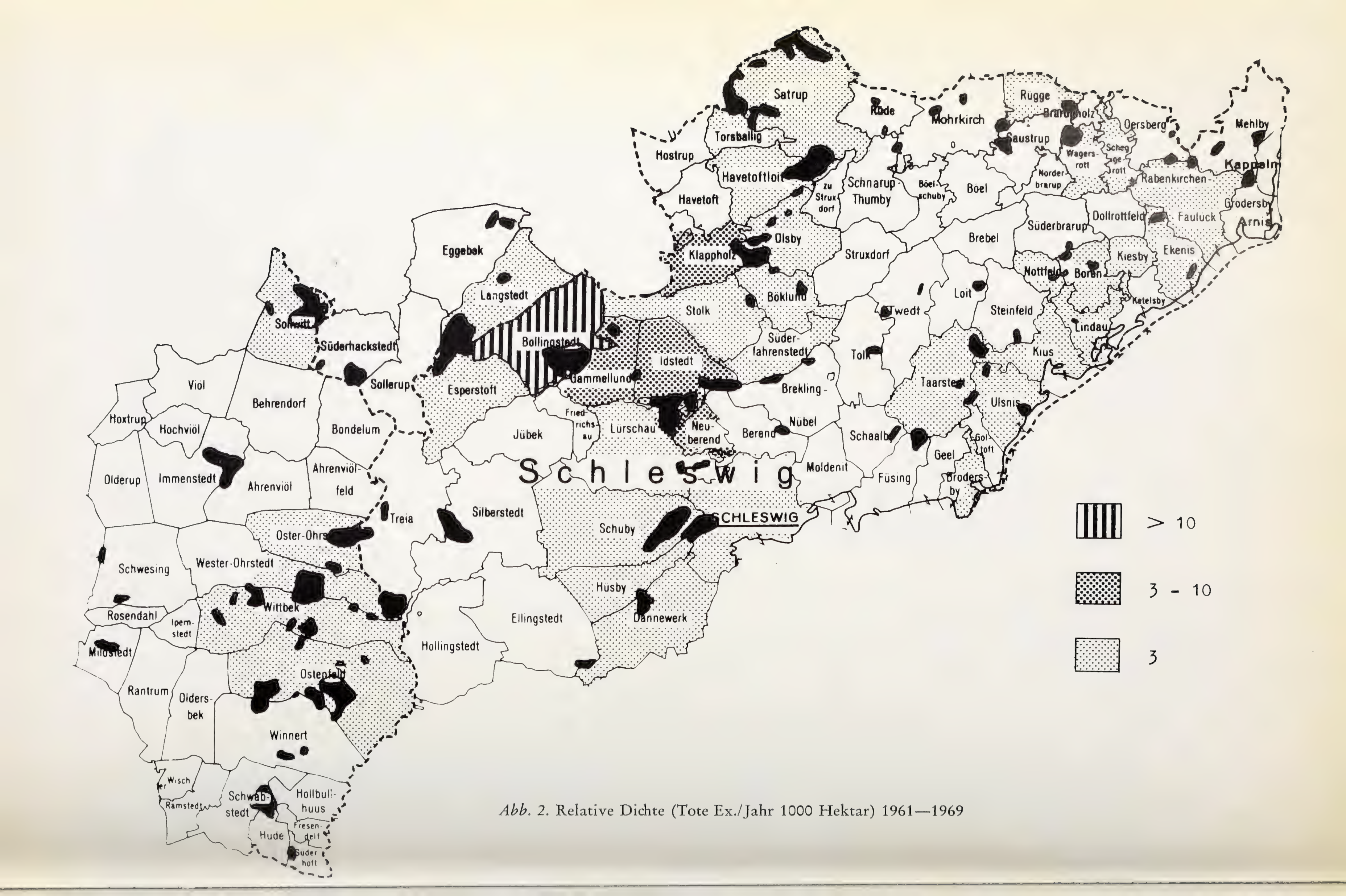


Abb. 2. Relative Dichte (Tote Ex./Jahr 1000 Hektar) 1961—1969

Beachtenswert an der Schleswiger Damwildeinbürgerung ist die Tatsache, daß trotz eines zahlenmäßig sehr geringen Bestandes von 10 Individuen zum Zeitpunkt des Aussetzens, zu denen zusätzlich noch nachweisbar zwei gebietsfremde Individuen gelangten, die Aktion nach der Bewertung von Niethammer (1963) mit der Stufe 4 als ein voller Erfolg betrachtet werden kann. Diese Bewertung ist m. E. auch dann noch berechtigt, wenn man berücksichtigt, daß ein Teil der Population durch den Menschen zusätzlich gefüttert wird. Das Einstellen der Winterfütterung würde vermutlich infolge erhöhter natürlicher Selektion die Dynamik der Bestandesentwicklung lediglich verlangsamen, nicht aber verhindern oder gar ein Erlöschen der Bestände zur Folge haben.

Zusammenfassung

Im Jahre 1937 wurde im vorher damwildfreien Raum Schleswig ein Einbürgerungsversuch mit Damwild unternommen. Der zunächst gefangen gehaltene Ausgangsbestand von 3 Individuen wuchs bis zur Freilassung 1939 auf 10 Tiere heran, 1945 wurde er auf ca. 50 Exemplare, 1947 auf ca. 70, 1955 auf ca. 350, 1969 auf ca. 670 geschätzt. Konform mit der Bestandesvergrößerung wurde auch das besiedelte Gebiet stark erweitert. Ab 1943 wurden zunächst wenige Tiere abgeschossen, nach 1947 setzte eine planmäßige Bejagung ein. Bis 1969 wurden mindestens 768 Exemplare abgeschossen bzw. auf andere Weise getötet. Die Einbürgerung kann als ein voller Erfolg bewertet werden. Die Erweiterung des Bestandes nach Zahl sowie Größe der besiedelten Fläche ist noch nicht abgeschlossen.

Summary

On the introduction of fallow-deer (Cervus dama Linné, 1758) in the district Schleswig

In the district Schleswig in Northern Germany 1937 an attempt of introduction of fallow-deer was made. Three individuals were fenced and increased to a population of 10 animals till 1939 when they were released. 1945 the population in free range consisted of approximately 50 animals, 1947: 70, 1955: 350, 1969: 670. According to the growth in number the range inhabited by fallow-deer became larger. In the first years only few animals were shot. Since 1947 controlled hunting was practiced. Till 1969 a total of at least 768 animals was killed. This introduction is a full success. The growth of the population according to the number of individuals and the extension of their range is not yet finished.

Literatur

Ellenberg, H. (1971): Zur Biologie des Rehwildes in Schleswig-Holstein. Staatsexamensarbeit Math.-naturwiss. Fak. Univ. Kiel.

Heidemann, G. (1973): Zur Biologie des Damwildes. H. 9, Schriftenr. Mammalia depicta. Beih. Z. Säugetierkunde.

Niethammer, G. (1963): Die Einbürgerung von Säugetieren und Vögeln in Europa. Hamburg u. Berlin.

Ueckermann, E.; Hansen, P. (1968): Das Damwild. Hamburg u. Berlin.

Anschrift des Verfassers: Dr. Günter Heidemann, Institut für Haustierkunde der Universität Kiel, 23 Kiel, Olshausenstraße 40—60

Beiträge zur Geburt des Damwildes *(Cervus dama* L.)

Von Erwin Meier

Zoolog. Institut und Museum der Universität Zürich,
Arbeitsgruppe für Ethologie und Wildforschung

Eingang des Ms. 3. 10. 1972

Der Europäische Damhirsch *(Cervus dama* L., 1758), dessen erstes Auftreten von Haltenorth (1959) für das späte Pliozän angenommen wird, verschwand mit der letzten Eiszeit aus dem europäischen Raum. Er zog sich nach Kleinasien zurück, wo er heute nur noch im Taurusgebiet vorkommt. In geschichtlicher Zeit wurden wiederholt Einbürgerungsversuche vorgenommen. Heute weisen nach Ueckermann (1968) folgende europäischen Länder zum Teil beträchtliche Bestände in freier Wildbahn auf: Belgien, Dänemark, Deutschland, England, Finnland, Frankreich, Holland, Jugoslawien, Schweden, Spanien und die Tschechoslowakei. Trotzdem liegen bis heute erst wenige Studien über diese Tierart vor, und diese befassen sich vor allem mit der Ökologie des Damwildes.

Der Geburtsvorgang beim Mesopotamischen Damhirsch wurde von Loeffler und Walther (1959/60) beschrieben. Lau (1968) verglich in einer zusammenfassenden Übersicht Setzzeit, Geburtsverlauf und Verhalten nach der Geburt einer großen Zahl von Hirsch- und Trughirsch-Arten.

Mit meiner vorliegenden Arbeit möchte ich einen Beitrag zur Geburtskunde des Europäischen Damwildes leisten. Meine Studien über die Mutter-Kind-Beziehungen und über das Jugend-Verhalten des Damwildes werden an anderer Stelle veröffentlicht (Meier 1973).

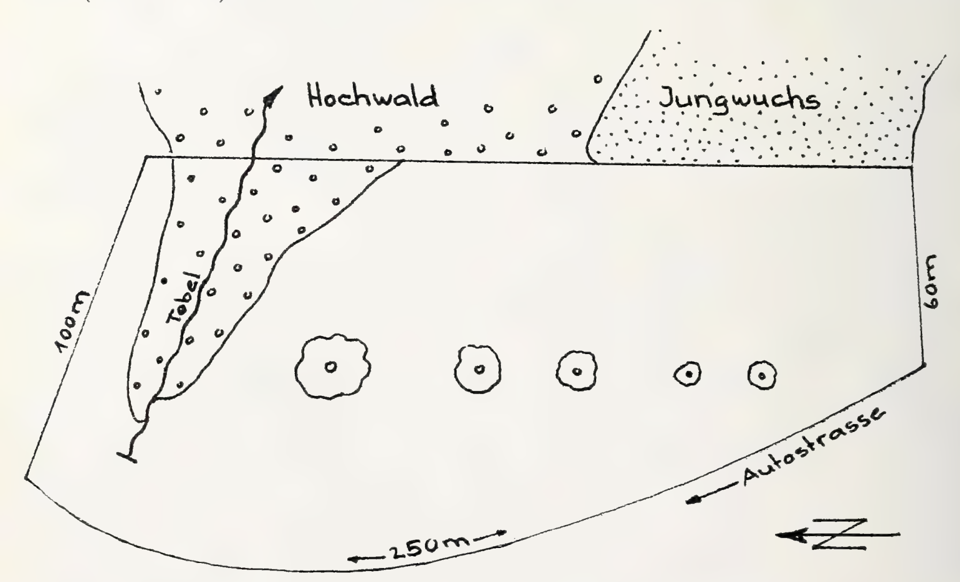


Abb. 1. Plan des Beobachtungsgeheges (Maßstab 1:20 000)

Z. Säugetierkunde 38 (1973) 348—373

ISSN 0044—3468/ASTM-Coden ZSAEA 7

Für meine Beobachtungen stellte mir das Forstamt der Stadt Zürich im Tierpark Langenberg ein Gehege, 7 Damtiere und 3 Damhirsche, zur Verfügung. Finanziell wurde ich von der Schweizerischen Stiftung für alpine Forschung großzügig unterstützt. Beiden Institutionen spreche ich hiermit meinen Dank aus. Mein besonderer Dank gilt Herrn W. Schilling, Wildwart im Tierpark Langenberg, der mir stets mit Rat und Tat beistand. Herr Dr. Fred Kurt gab mir wertvolle Ratschläge für die Auswertung meiner Protokolle, und Herr Dr. Frank Hampel beriet mich bei der Auswahl und Anwendung statistischer Tests. Beiden Herren fühle ich mich zu großem Dank verpflichtet. Danken möchte ich auch Herrn Dr. Anton B. Bubenik für fruchtbare Anregungen.

A. Einleitung

1. Material

In einem Gehege von ca. 20 000 m² (Abb. 1) wurden drei Geburten und einige Aspekte des Sozialverhaltens folgender Tiere untersucht:

Bezeichnung	geschätztes Alter	Geburt des Jungtieres
a. 7 weibliche Tiere		
D	2 Jahre	
H	2 oder 3 Jahre	14. Juni 1969, ♂
L	3 Jahre	10. Juni 1969, ♂
S	3 Jahre	11. Juni 1969, ♂
B	8 oder 9 Jahre	11. Juni 1969, ♀†
P	11 oder 12 Jahre	15. Juni 1969, ♂†
W	12 oder 13 Jahre	13. Juni 1969, ♂
b. 3 männliche Tiere		
1 Spießer	1 Jahr	
2 Löffler	2 Jahre	

Das Kalb von Weibchen B starb an Entkräftung. Am 12. Juni mußte das Rudel in ein anderes Gehege versetzt werden, wobei K_B verlorenging und erst 24 Stunden später wieder gefunden wurde.

Weibchen P setzte sein Kalb kurz vor einem heftigen Gewitter. Während des Regens gelang es P nicht, sein Kalb trocken zu lecken. Es starb vermutlich an Unterkühlung.

Die Geburten dieser beiden Kälber wurden nicht beobachtet.

2. Methode

Zur Beobachtung und zur Protokollierung wurden folgende Hilfsmittel verwendet: Feldstecher 8×40, Kassetten-Tonbandgerät, Kleinbildkamera, Schmalfilmkamera Super-8. Außerdem stand mir zeitweise ein IR-Nachtsicht-Gerät zur Verfügung.

Ich beobachtete die Tiere meistens von einem kleinen, pyramidenförmigen Zelt mit Tarnanstrich aus. Die leichte Konstruktion ermöglichte mir Verschiebungen des Standortes, ohne daß ich dazu das Zelt verlassen mußte. Somit wurden Beunruhigungen der Tiere durch den Beobachter weitgehend vermieden. Mit dem Protokollieren begann ich jeweils erst 15 Minuten nach dem Beziehen des Beobachtungspostens.

Die verschiedenartigen Fellfärbungen und -muster der Tiere (u. a. ♀ W = weiß, ♀ S = schwarz) erlaubten die individuelle Indentifikation aller Tiere.

Weil eine vielbegangene Straße an der einen Längsseite des Geheges entlangführte, beunruhigten Spaziergänger und vor allem von diesen mitgeführte Hunde die Damhirsche häufig. Diese Störungen machten die geplante Aufnahme normaler Aktogramme unmöglich.

Zu Beginn meiner Beobachtungen erstellte ich eine Liste der häufigeren Verhaltenselemente des Damwildes (Ethogramm) aus dem Bereiche der Lokomotion, der Ausdrucksbewegungen, der Lautgebung und des Komfortverhaltens.

Dieses Ethogramm wurde im Verlaufe der Beobachtungsperioden immer wieder ergänzt, insbesondere nach der Geburt der Jungtiere.

Ich protokollierte stets die Verhaltensweisen sämtlicher Tiere in Intervallen von 1 Minute, die Tageszeit, das Wetter (Sonneneinstrahlung, Bedeckungsgrad des Himmels, Stärke und Art der Niederschläge, Windrichtung und -stärke) und die Sichtverhältnisse. Die Tiere wurden vom 30. Mai bis 10. Oktober während insgesamt 260 Stunden beobachtet. Zur Ergänzung machte ich während 50 Stunden weitere, qualitative Beobachtungen an einer Herde, die sich aus ca. 100 Mutter- und Schmaltieren, 20 Jährlingen und 50—60 Kälbern zusammensetzte.

B. Die Geburt

1. Fragestellung

Die Geburt ist eines der bedeutungsvollsten Ereignisse im Leben sowohl des Jungtieres als auch des Muttertieres. Trotzdem findet man in der Literatur auffallend selten Beschreibungen von Wildtier-Geburten. Slijper (1969) hat erstmals solche Angaben gesammelt und zusammengefaßt. Naaktgeboren (1962, 1963) beschrieb und verglich die Geburten verschiedener Säugerarten und untersuchte außerdem anatomische und physiologische Aspekte der Geburt.

Das Ziel dieser Arbeit ist die exakte Beschreibung der Geburt bei *Cervus dama* L. als Beitrag zur allgemeinen Geburtskunde. Die Arbeit habe ich mit Absicht ausführlich gestaltet, weil, wie oben erwähnt, von vielen Säugetieren noch keine Geburtsbeschreibungen vorliegen. Außerdem werden Verhaltensmuster und soziale Leistungen untersucht, die von Mutter und Kind in den ersten postnatalen Stunden erbracht werden, und die wesentlich zur Erhaltung der Art beitragen. Ich konnte zwei Geburten vom Beginn der Eröffnungsphase an vollständig protokollieren. Eine dritte Geburt verfolgte ich vom Beginn der Austreibungsphase an. Bei einer weiteren Geburt mußte ich die Beobachtung während der Austreibungsphase wegen ungenügender Sichtverhältnisse um 21 Uhr abbrechen.

2. Geburtsprotokolle

Slijper (1960) unterscheidet 3 Kontraktionstypen, die auf die Frucht, die mütterlichen Organe und die Placenta wirken (Eröffnungs-, Austreibungs- und Nachgeburtswehen) und teilt entsprechend den Geburtsvorgang in 3 Phasen ein:

a. *Eröffnungsphase:* Erschlaffung und Erweiterung der Cervix uteri.

b. *Austreibungsphase:* durch die Preßwehen wird die Frucht durch die Cervix in die Vagina getrieben und verläßt schließlich den mütterlichen Körper.

c. *Nachgeburtsphase:* Ausstoßen der Placenta und eventuell anhaftender Fruchthäute.

Die ausführlichen Protokolle werden im Anhang separat aufgeführt. In den Protokollen wird der Beginn der Eröffnungsphasen jeweils zeitlich nicht angegeben, da die Erschlaffung der Beckenbänder nur durch manuelle Kontrollen feststellbar gewesen wäre. Der Zeitpunkt der vollendeten Austreibung wird als Stunde 00.00 betrachtet, und für die vorangehenden Ereignisse werden negative Zeitwerte angegeben. Dies erleichtert den Vergleich zwischen denselben Ereignissen bei verschiedenen Geburten.

3. Zusammenfassung und Diskussion der Geburten

Die wichtigsten Ereignisse der 4 Geburten sind zu Vergleichszwecken in Tabelle 1 zusammengefaßt.

Tabelle 1

Zusammenfassung der Geburten

Ereignisse	Weibchen H 2 od. 3 Jahre alt		Weibchen L 3 Jahre alt		Weibchen S 3 Jahre alt		Weibchen W 12 od. 13 Jahre alt	
	Bemerkungen	Zeit in bezug auf Geburt	Bemerkungen	Zeit in bezug auf Geburt	Bemerkungen	Zeit in bezug auf Geburt	Bemerkungen	Zeit in bezug auf Geburt
Datum und Zeit der Geburt	14. 6. 69; ~ 21.30		10. 6. 69; 17.02		11. 6. 69; 17.01		13. 6. 69; 18.06	
Dauer der Austreibungsphase	~ 5.36 Stunden		2.17 Stunden		~ 2.20 Stunden		3.58 Stunden	
bevorzugte Stellung beim Pressen	Liegen		Liegen		Liegen		Liegen	
geburtshemmende Ereignisse	Hufe drücken gegen Perineum	–2.36	Störung	–2.13	Suchen eines Setzplatzes	–1.30	Carpalgelenke gebeugt	–3.21 –3.16
	1 Huf am Vulvarand verklemmt	–2.35 — –2.09	Oberarme senkrecht	–2.06	1 Huf drückt gegen Perineum	–0.38 — –0.13	Suchen eines Setzplatzes	–2.28
	1 Huf am Vulvarand verklemmt	–1.53 — –1.16	Störung	–2.04	Autohupe	–0.16	Störung durch andere ♀♀, ♂♂	–2.51
			Störung	–1.51			Störung durch andere ♀♀, ♂♂	–2.22
			Störung	–1.42			Hufe drücken gegen Perineum	–1.50 – –1.00
			1 Huf am Vulvarand verklemmt	–0.31 — –0.23			1 Huf am Vulvarand verklemmt	–0.54 — –0.46
							1 Huf am Vulvarand verklemmt	–0.31 — –0.04
erstes Erscheinen der Vorderhufe		~ –2.36		–2.14		~ –2.20		–3.21
endgültiges Austreiben der Vorderhufe		?		–0.16		–0.13		–0.03!
Erscheinen des Kopfes		?		–0.02		–0.02		–0.00½

Fortsetzung Tabelle 1

Ereignisse	Weibchen H 2 oder 3 Jahre alt		Weibchen L 3 Jahre alt		Weibchen S 3 Jahre alt		Weibchen W 12 oder 13 Jahre alt	
	Bemerkungen	Zeit in bezug auf Geburt	Bemerkungen	Zeit in bezug auf Geburt	Bemerkungen	Zeit in bezug auf Geburt	Bemerkungen	Zeit in bezug auf Geburt
Geburtslage des Kalbes	Kopfendlage		Kopfendlage		Kopfendlage		Kopfendlage	
Fruchthüllen am Kalb	?		über Nacken und Schultern		keine		keine	
Körperhaltung der Mutter bei der Geburt	?		liegend		liegend		liegend	
Verhalten der Mutter gleich nach der Geburt	?		20 Sek. Ruhen, Aufstehen: Nabelschnur reißt — Lecken des Kalbes		30 Sek. ruhen, 40 Sek. Lecken des Kalbes, Aufstehen		Aufstehen 15 Sek. Lecken des Kalbes, Liegen	
Erscheinen erster Teile der Nachgeburt		?		+0.10		+0.01		+1.43
Austreiben des letzten Nachgeb.-Restes		?		+1.59		+1.37		+2.26

a. Eröffnungsphase

In zwei von drei beobachteten Fällen fielen die Tiere (♀ W und ♀ L) in dieser Phase bereits mindestens 5 Stunden vor dem Beginn der Austreibungsphase durch unruhiges Verhalten auf. Sie waren offensichtlich bestrebt, die Distanz zum Rudel zu vergrößern und einen geeigneten Setzplatz zu finden. Das dritte Tier, ♀ H, das, auf Grund seines Alters und auch auf Grund später besprochener Indizien, als Primipara angesprochen werden darf, zeigte dieses Verhalten nur andeutungsweise, z. T. folgte es sogar dem ziehenden Rudel und schloß sich diesem wieder an.

Bubenik (1965) nimmt auch für *Cervus elaphus* an, „daß die weniger erfahrenen Muttertiere bis zum letzten Augenblick beim Rudel verbleiben, wogegen die alten Rotwildtiere abseits des Rudels gebären". Dies würde also bedeuten, daß das Verhalten des hochgraviden Tieres durch das Alter oder durch seine früher gemachten Gebär-Erfahrungen beeinflußt werden könnte.

b. Austreibungsphase

Für die Wahl des Setzplatzes waren den gebärenden Tieren folgende Möglichkeiten geboten: Offene Wiese an der Hauptstraße, ebener Hochwald oder Tobel im Hochwald. Alle Weibchen versuchten während der Austreibungsphase wiederholt, in das jenseits des Zaunes liegende Dickicht des Jungholzes einzudringen. Nach

Heidemann (1972) lagen die Setzplätze der freilebenden Damwildherde in Schleswig-Holstein vornehmlich in deckungsreichen Getreide- und Rapsfeldern.

Als am nächstbesten geeigneten Setzplatz wählten die Weibchen W, L und S ebene Flächen im Tobelgrund oder Terrassen am Tobelhang. Ebenso verhielten sich mit großer Wahrscheinlichkeit auch die Weibchen B und P, während von dem wahrscheinlich primiparen Weibchen H angenommen werden muß, daß es nach dem Beobachtungsabbruch auf der offenen Wiese blieb und dort sein Kalb nur im Schutze der Dunkelheit gebar (darauf deutet auch der Umstand hin, daß das Kalb am folgenden Morgen um 04.30 Uhr auf dieser Wiese gefunden wurde). Die Setzplätze der Weibchen W, L und S lagen zwischen hohen Laubbäumen (Kronenschluß 50 %), wobei jene von L und S mit einer Laubschicht bedeckt waren. Der Setzplatz von W war kahl, die Erde festgetreten und wurde während den Pausen der Austreibungsphase wiederholt mit den Vorderläufen aufgescharrt. Vielleich erleichterte dies später die Säuberung des Setzplatzes. Schon während der Eröffungsphase fanden sich die Tiere, sozusagen *versuchsweise*, am schließlich definitiv gewählten Gebärplatz ein, doch versuchten sie auch nachher, sogar noch während der Austreibungsperiode, immer wieder, in den dichten Jungwuchs, von dem sie durch einen Zaun getrennt waren, zu gelangen. Wildwart W. Schilling bestätigte mir, daß jenes Gebiet des Parks von den Damtieren bevorzugt als Setzplatz gewählt wurde, wenn ihnen dazu die Möglichkeit geboten wurde.

Territoriales Verhalten, insbesondere Verteidigung des Setzplatzes gegen Artgenossen, konnte ich nicht beobachten. Die gebärenden Tiere duldeten die Annäherung von Artgenossen oder wichen aus und kehrten kurze Zeit später wieder zurück.

Nach Slijper (1960) und Naaktgeboren und Vandendriessche (1962) findet die Geburt meist in der Zeit statt, die für das betreffende Tier Zeit größter Ruhe ist. Das Aktogramm (Abb. 2) zeigt, daß die 3 pluriparen Damtiere (W, L und S) zur selben Tageszeit austrieben, während das vermutlich primipare Tier H wegen der sehr langen Phasen eine Ausnahme bildet. Daß die Damtiere, wie Slijper (1960) das von einigen Säugetierarten annehmen möchte, den Geburtsvorgang so lange unterdrücken können, „bis alles in der Umgebung still und ruhig ist“, konnte nicht fest-

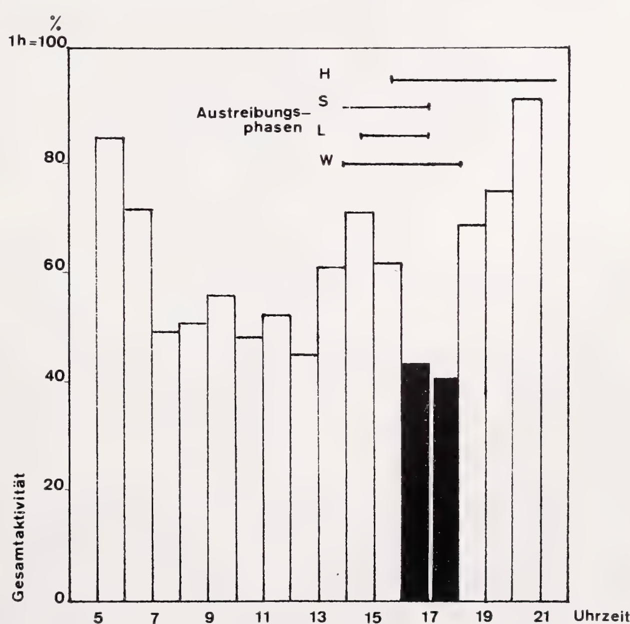


Abb. 2. Gesamtaktivität (Äsen und Lokomotion) der 4 Muttertiere vom 30. Mai bis 3. Juni.

Alle 4 Tiere wurden für jede Tagesstunde während je 3 vollen Stunden beobachtet (gesamte Beobachtungsdauer: 48 h).

Ordinate: durchschnittliche Aktivität eines Tieres in % der vollen Stunde.

Schwarze Säulen: Intervalle der geringsten Aktivität.

Die Austreibungsphasen der 4 Muttertiere (rechts oben) erstrecken sich über die Ruhephase am Spätnachmittag.

gestellt werden. Gegen diese Annahme spricht, daß bei allen 4 Tieren die Austreibungsphase in den Nachmittagsstunden einsetzte, welche die unruhigsten Stunden in einem Wildpark sind. Weibchen P setzte sogar kurz nach dem Einsetzen eines starken Gewitters. Daß die Austreibung etwas verzögert werden kann, wird in einem späteren Abschnitt dargelegt.

Die gebärenden Tiere preßten sowohl im Liegen als auch im Stehen. Es scheint jedoch, daß das Pressen in halbseitlicher oder, seltener, in Bauchlage effektiver und deshalb häufiger ist, da diese Art von 3 der 4 beobachteten Tiere (Ausnahme: Weibchen L) in 80 % der Preßakte bevorzugt wurde (s. Tab. 2). Nach den wissenschaftlichen Tabellen von Geigy für die Binomialverteilung liegt das Vertrauensintervall auf dem 95 %-Niveau zwischen 74 % und 85 %. Die 4 Damtiere preßten also gesichert vorzugsweise im Liegen. Dabei unterstützten sie die Arbeit der Gebärmuskulatur oft durch Krümmen des Rückens und indem sie die Hinterläufe oder alle 4 Extremitäten zugleich in Seitlage steif ausstreckten oder in die Erde stemmten. Nach Stoss (zitiert nach Slijper 1960) kann die Bauchpresse bei den Haustieren unter den Ungulata am besten ausgeübt werden, wenn die Tiere liegen. Slijper (1960) jedoch zweifelt die Allgemeingültigkeit dieser Aussage an, „jedenfalls wurde bei einer großen Zahl Ungulata beobachtet, daß sie während der heftigen Preßwehen standen".

Bei drei gebärenden Tieren wurde die Fruchtblase vor ihrem Austreten von den Hufen des Kalbes durchschnitten. Das Weibchen H trieb eine tennisballgroße Fruchtblase aus, hinter welcher sich die gegen das Perineum drückenden Hufe des Kalbes abzeichneten. Bubenik (1965) konnte bei *Cervus elaphus* beobachten, daß die gebärenden Tiere versuchten, die Fruchtblase zu durchbeißen oder durch Auskeilen zum Platzen zu bringen. Das Damtier H jedoch beleckte die Fruchtblase wiederholt, und schließlich platzte diese spontan. (Tab. 3 gibt einen Überblick über die Dauer der Austreibungsphasen bei Damtieren und, zum Vergleich, bei anderen Cerviden-Arten.)

Äußere Störungen schienen die Austreibungsperioden der einzelnen Tiere z. T. beträchtlich zu verlängern. Jedesmal, wenn ein gebärendes Tier erschreckt wurde, sank das Kalb, das oft schon bis zu den Metacarpal-Gelenken ausgetrieben worden war, wieder zurück. In einem Falle (♀ L) geschah dies sogar, nachdem das Kalb schon bis über die Augen ausgetrieben worden war. Hier hatte das Muttertier auf den zeternden Warnruf einer Amsel mit Aufspringen reagiert. Ein weiterer Faktor, der sicher die Dauer der Geburten verlängerte, war der Umstand, daß den Tieren nicht optimale Setzplätze zur Verfügung standen. Die häufigsten Komplikationen bei der Austreibung (Tab. 1) bestanden darin, daß sich die Hufe der Jungtiere am oberen Innenrand der Vulva

Tabelle 2

Stellung der Tiere während der Austreibungsphase

(Die Tiere preßten zu 80,1 % liegend. L reagierte besonders empfindlich auf die häufigen Störungen durch Schulausflüge)

Bezeichnung des ♀	Pressen		
	stehend	liegend	total
L	16	24	40
S	4	19	23
W	13	75	88
H	17	83	100
total	50	201	251

Tabelle 3

Dauer der Austreibungsphasen bei den 4 beobachteten Damtieren und bei verschiedenen Cerviden-Arten

(Daten je von einer Geburt)

Bezeichnung des ♀	Dauer der Austreibungsphase	Autor
Damtier W	3 Std. 58 Min.	
Damtier L	2 Std. 17 Min.	
Damtier S	2 Std. 20 Min.	
Damtier H	~ 5 Std.	
Cervus elaphus	30 Min.	Brandstätter, R.[1]
	2 Std. 10 Min.	Bubenik, A. B. (1965)
	1 Std. 15 Min.	Bubenik, A. B. (1965)
	4 Std. 9 Min.	Bubenik, A. B. (1965)
Elaphurus	1 Std. 30 Min.	Doorn, C. van und Slijper, E. J.[1]
	2 Std.	Tang, E. H.[1]
	4 Std. 30 Min.	Appleby, E. C.[1]
Odocoileus virginianus	2 × 15 Min. (2 Kälber)	Haugen, A. O. und Speake, D. W.[1]
Alces alces	Stunden	Meyer-Holzapfel, M.[1]
	39 Min.	Meyer, E. (1969)
Capreolus capreolus	30 Min.	Brandstätter, R.[1]
	1 Std. 37 Min.	Bubenik, A. B. (1965)

[1] zitiert nach Slijper (1960)

verklemmten und dabei das Perineum stark nach außen drückten. Wurde dann durch Pressen der Druck auf die Läufe des Kalbes verstärkt, kam es vor, daß sie in den Metacarpal-Gelenken einknickten und die Hufe darauf von schräg oben aus der Vulva traten. In den meisten Fällen aber verhielt es sich so, daß das Kalb während einer längeren Pause zwischen zwei Kontraktionen etwas zurückglitt und die Hufe dann bei einer der folgenden Preßwehen die Vulva richtig passierten. Beim Weibchen L wurde der Kopf des Kalbes bereits 11 Min. nach Beginn der Austreibungsperiode ausgetrieben. Die Schnauze des Kalbes lag in dieser Phase genau über den Hufen, d. h. seine Oberarme lagen quer in den Geburtswegen. Dadurch wurde der Durchmesser der Frucht beträchtlich vergrößert, was wahrscheinlich als Geburtshindernis gewirkt hätte, wenn das gebärende Tier nicht, wie oben beschrieben, durch eine Amsel aufgeschreckt worden wäre.

Alle drei Muttertiere lagen in dem Augenblick, in welchem das Kalb den mütterlichen Körper verließ. Dies stimmt mit den Beobachtungen von Naaktgeboren und Vandendriessche (1962) überein, wonach die Wiederkäuer am häufigsten im Liegen gebären. Im Gegensatz dazu glaubt Slijper (1960), daß die Geburt im Stehen die Regel sein könnte.

Das Verhalten der drei beobachteten Damtiere kurz nach der erfolgten Austreibung war individuell leicht verschieden: Weibchen L trieb sein Kalb vollständig aus, ruhte 20 Sek. und erhob sich dann, wobei die Nabelschnur zerrissen wurde. Weibchen W stand auf, sobald das Kalb bis zu den Tarsalgelenken ausgetrieben war und erleichterte dadurch das Herausgleiten der Frucht. Weibchen S trieb sein Kalb ebenfalls liegend bis zu den Hinterläufen aus, ruhte sich dann 30 Sek. aus, beleckte das

Kalb während 40 Sek. und stand erst dann auf, so daß auch die Hinterläufe des Kalbes aus den Geburtswegen glitten. WALTHER (zitiert nach MUELLER-USING 1956) beobachtete eine Geburt bei *Dama mesopotamica,* bei welcher sich das Muttertier erst etwa zwei Stunden nach der Geburt erstmals erhob. Bei allen 3 vollständig beobachteten Geburten wurde das Kalb in Kopfendlage, „oberer Stellung" (NAAKTGEBOREN 1963) und gestreckter Haltung, d. h. also in der für unipare Säuger normalen Lage, ausgetrieben.

Die Nabelschnur muß beim Damwild relativ kurz sein. Dies schließe ich aus den zwei beobachteten Fällen, bei welchen sie bereits während der Austreibungsphase abgerissen wurde, während sie beim dritten Tier beim Aufstehen nach erfolgter Austreibung riß. Bei allen vier Kälbern riß die Nabelschnur nahe am Körper, so daß keine Reste davon sichtbar waren. Blutungen am Nabel der Kälber konnten nicht festgestellt werden. BUBENIK (1965) berichtet, daß bei Rotwildkälbern die Nabelschnur 2 bis 3 cm vor dem Nabel reißt, während nach ALTMANN (1952) Wapitikälber ihren Müttern noch einige Stunden oder Tage nach der Geburt mit geschwollener Nabelschnur folgen.

Die Kälber von Weibchen W und Weibchen S wurden völlig frei von Fruchthüllen geboren, ihr Fell war naß und klebte glatt am Körper. Im Gegensatz dazu war das Kalb von Weibchen L über Hinterkopf, Hals und Schultergürtel mit Fruchthüllen bedeckt, während die übrigen Körperteile mit grünem Schleim überzogen waren.

c. Nachgeburtsphase

Sofort nach der Geburt begannen alle drei beobachteten Weibchen, das Kalb trocken zu lecken. Das Muttertier S begann damit schon, als das Kalb erst bis zu den Tarsalgelenken ausgetrieben war. Mit dem Trockenlecken wurde in jedem Falle am Kopf begonnen. Dann wurden der Hals, die Schulter, der Rumpf und schließlich die Oberschenkel des Kalbes mit kräftigen Zungenstreichen bearbeitet. Die Analregion wurde intensiv nur am stehenden Kalb beleckt, die Läufe kaum. Ob während der Analmassage vom Muttertier Mekonium (Darmpech) abgesaugt wurde, ist zweifelhaft. In keinem Falle aber wurde den Kälbern, die alle männlich waren, der Urin abgesaugt, wie dies HEDIGER (1954) und BUBENIK (1965) nach der Geburt männlicher Hirschkälber beobachten konnten. Die Genitalregion wurde nur ganz oberflächlich beleckt, und die Kälber wurden dadurch nicht zur Harnabgabe angeregt. Die Muttertiere leckten ihre Jungen z. T. stehend, z. T. aber legten sie sich so nieder, daß ihr Kalb quer vor ihnen lag, und beleckten sie in dieser Position. Die Zungenschläge waren immer gegen den Haarstrich gerichtet, auch am Kopf und an den Ohren.

10 Min. bzw. 28 Min. nach der Geburt begannen die Muttertiere L und S Teile der Nachgeburt mit den Zähnen aus der Vulva zu ziehen und zu verschlingen. Das Muttertier S trieb einen großen Teil der Nachgeburt spontan aus. Die letzten Reste verzehrten sie 1 Stunde 59 Min. bzw. 1 Stunde 38 Min. nach der Geburt. Das Weibchen W, das älteste dieser Tiere, begann sogar erst 1 Stunde 43 Min. nach der Geburt mit dem Verzehren der Nachgeburt, die es in Fetzen aus der Vulva zog, widmete sich dann aber gleich während 10 Min. dieser Tätigkeit. Möglicherweise war diese Verzögerung beim Muttertier W bedingt durch Erschöpfung nach der lange dauernden Austreibungsphase. Auch zeigte es als einziges Muttertier während der Nachgeburtsphase aktives und ausgeprägtes Pressen.

Schon während der Austreibungsphase begannen die Tiere, die Spuren der Geburt zu entfernen, indem sie Schleim und Fruchtwasser von der Vulva oder vom Boden aufleckten, oder indem sie benäßte Gräser, Erde oder benäßtes Laub verzehrten. Das wahrscheinlich primipare Weibchen H aber beschnupperte eine am Ende der Eröffnungsphase austretende Schleimschnur nur kurz und verlor sie dann, ohne sich darum

zu kümmern. Während der Austreibungsphase zeigte es dasselbe Säuberungsverhalten wie die drei anderen Weibchen, jedoch weniger häufig. Beobachtungen von der Geburt und der Nachgeburtsphase dieses Tieres fehlen.

6 bis 14 Min. nach erfolgter Geburt setzten die Weibchen S, W und L die Säuberung des Setzplatzes fort. Sie nahmen zwischen dem Trockenlecken des Kalbes immer wieder benäßtes Material auf und verließen den Setzplatz erst nach genauer olfaktorischer Kontrolle, 2—2½ Stunden nach der Geburt.

d. Erste Bewegungen der neugeborenen Kälber

Die hier ausführlich beschriebenen Verhaltensweisen werden in Tab. 4 zusammengefaßt, geordnet nach ihrem ersten Auftreten bei den 3 beobachteten Kälbern.

Bereits in der 1. Lebensminute hoben die Kälber den Kopf, obwohl er noch hin- und herpendelte. Die Ohren hingen noch schlaff herunter. In der 2. Minute wurden die Ohren schon über die Horizontale gehoben, ein Kalb (K_S) richtete sie sogar bereits steil auf. In der 34. Min. spielten die Ohren von K_L, und nach 2 Stunden 06 Min. wehrte dasselbe Kalb mit dem Ohr eine Fliege ab.

3 bis 9 Min. nach der Geburt zeigten die Kälber erste Intentionsbewegungen zum Aufstehen, indem sie den Kopf in kurzer Folge wiederholt nach vorn stießen. In der 6. bis 10. Min. erfolgten dann die ersten Aufstehversuche, die aber mißlangen, weil die Beine noch zu schwach waren, um den Körper des Kalbes in die Höhe zu stemmen. Rasch aber erstarkten sie soweit, daß die Kälber mit eingeknickten Metacarpal- und Metatarsal-Gelenken kurze Zeit stehen konnten (7. bis 31. Minute). Es scheint, daß in diesem Stadium vor allem der noch ungeübte Gleichgewichtssinn und die mangelnde Koordination der Extremitäten zu Stürzen führen. Das Kriechen in Froschstellung, wie es Bubenik (1965) als erste Fortbewegungsart der Rehkitze beschreibt und ich bei einem neugeborenen Kalb von *Alces alces* beobachtete, zeigte nur eines der Kälber, und zwar bei der Eutersuche am liegenden Muttertier.

Im übrigen erwiesen sich bei den vorliegenden Untersuchungen die Kälber schon in der ersten Lebensstunde als zu beträchtlichen körperlichen Leistungen fähig. So purzelte z. B. K_L in der 37. Min. über einen ca. 1 m tiefen Hangabbruch hinunter, der von Wurzelwerk durchzogen war, und kletterte in der 50. Min. wieder zu seiner Mutter hinauf. K_W stürzte in der 17. Min. nach einem Aufstehversuch über die 30 cm hohe, unterspülte Böschung in den Bach und arbeitete sich in der 42. Min. wieder auf das Ufer hinauf.

Tabelle 4

Erste Bewegungen der neugeborenen Kälber

Verhalten	Alter der Kälber in Minuten		
	K_L	K_W	K_S
Kopfheben, Ohren schlaff	1	2	1
Ohren über der Horizontalen	2	3	2
Kopfschütteln	4	4	
Intentionsbewegungen zum Aufstehen	5	8	3
erster Aufstehversuch	8	10	6
Kriechen	16		
Stehen	30	18	7
Gehen	49	42	30
Nasalkontakt mit Mutter bzw. Eutersuchen	16	4	8
erstes Trinken	97	81	42
Einrollen	134		73

Erste Eutersuch-Bewegungen bzw. olfaktorischer Kontakt mit der Mutter wurden bei den drei Kälbern erstmals zwischen der 4. und 16. Min. festgestellt, erstes Trinken zwischen der 42. und 97. Min. Etwa 1½ Stunden alte Kälber umkreisten ihre Mutter oder entfernten sich von ihr (bis 4,5 m) und kehrten in einem Bogen wieder zu ihr zurück.

Olfaktorisches Explorieren der Umwelt zeigte, für den Beobachter erkennbar, nur K_L: Bereits in seiner 34. Lebensminute stand dieses Kälbchen auf seinen Beinen, öffnete die Nüstern weit und sog die Luft ein. In der 85. Min. entfernte es sich von der Mutter und beschnupperte dabei den Boden, und 8 Min. später untersuchte es die Wurzeln einer Buche.

Zwei der drei Kälber (K_L und K_S) rollten sich in der 73. bzw. 134. Min. ein und dösten in dieser Lage je zwei Minuten. Im Alter von 2½ Stunden rollte sich K_L nochmals ein und döste 3 Min. (Ohren aufgestellt) und schlief anchließend 5 Min. (Ohren horizontal gehalten).

e. Verlassen des Geburtsplatzes

Muttertier W und sein Kalb standen bei Beobachtungsabbruch, 2 Stunden 52 Min. nach der Geburt, noch am Setzplatz. Muttertier S und sein Kalb standen 2 Stunden 02 Min. nach der Geburt ebenfalls noch auf dem Setzplatz. Nach einer Beobachtungsunterbrechung von 14 Min. lag K_S ca. 5 m vom Setzplatz entfernt, eingeschmiegt zwischen dicke Wurzeln am Fuße eines Baumstammes, während seine Mutter in einer Distanz von 6 m von ihm entfernt äste.

Genau beobachtet wurde nur das Verhalten von Muttertier L und seinem Kalb (siehe Protokoll): 2 Stunden 53 Min. nach der Geburt entfernte sich das Muttertier langsam vom Setzplatz, und das Kalb folgte ihm. Immer wieder (nach je 2–5 m) hielt die Mutter an, blickte zurück und wartete, bis ihr Kalb sie wieder eingeholt hatte. Auf diese Weise führte sie das Kalb 45 m tobelaufwärts bis zum Bach. Nachdem sie den 40 cm breiten Bach übersprungen hatte, wartete sie wieder auf das Kalb, doch weigerte sich dieses, den Bach zu überqueren. Es trat bis hart ans Wasser, beschnupperte die Wasseroberfläche und setzte einen Schritt zurück. Darauf trat die Mutter in das Bachbett, beleckte, im Wasser stehend, das Jungtier und wandte sich dann wieder dem jenseitigen Tobelhang zu. Aber auch jetzt folgte das Jungtier nicht. Ein zweites Mal versuchte die Mutter auf die gleiche Weise erfolglos, das Kalb hinüberzulocken. Darauf trat sie wieder neben das Kalb, und beide legten sich am diesseitigen Ufer nieder. Am folgenden Morgen wurde K_L jenseits des Baches, nahe am Wasser, an einen großen Stein geschmiegt, gefunden.

Das Verhalten dieses Damtieres deutet also daraufhin, daß beim Damwild nach der Geburt die Mutter das Junge zu seinem Versteck führt. Altmann (1952) beschreibt ein ähnliches Verhalten von *Cervus canadensis* Nelsoni. Loeffler und Walther (1959/60) beobachteten ein Kalb von *Dama mesopotamica*, das sich 1½ Stunden nach der Geburt selbständig 8 m vom Setzplatz entfernte und sich im hohen Gras niederlegte, während das Muttertier am Setzplatz liegenblieb und sich erst 20 Min. später erhob, um die Nachgeburt aufzufressen. Rehkitze und Rothirschkälber verlassen den Setzplatz selbständig (Bubenik 1965), während das Muttertier sich noch dem Vertilgen von Spuren der Geburt widmet.

Zusammenfassung

In einem Gehege wurden die Geburten von drei Damhirschen beobachtet und protokolliert. Anschließend wurde das Sozialverhalten zwischen Mutter und Kind und das Verhalten der Jungtiere untersucht. Vor der Geburt suchen die Tiere eine geschützte Stelle, vorzugsweise eine Dickung, auf. Die Austreibungsphase fällt zeitlich mit der aktivitätsärmsten Tagesperiode der Tiere zusammen.

Die Gebärenden pressen häufiger im Liegen als im Stehen. Die Fruchtblase wird noch in den Geburtswegen von den Hufen der Kälber zerschnitten, und die Nabelschnur reißt während der Austreibung. Die Muttertiere treiben die Frucht im Liegen aus. Gleich nach der Geburt lecken sie die Jungtiere trocken, wobei sie die Zungenschläge fast ausschließlich gegen den Haarstrich orientieren. Die Nachgeburt wird restlos verzehrt und der Setzplatz gründlich gereinigt, bevor das Tier ihn verläßt.

Zwischen der 4. und 11. Minute beginnen die Kälber mit dem Suchen des Euters, wobei sie sich durch die Richtung des Haarstriches am mütterlichen Körper leiten lassen. Die Kälber trinken erstmals eine halbe Stunde bis eine ganze Stunde nach der Geburt. Die Initiative zum Verlassen des Setzplatzes geht offenbar vom Muttertier aus, ebenso das Aufsuchen eines Versteckes für das Kalb.

Summary

A contribution to the parturition of the fallow-deer (Cervus dama L.)

The parturitions of 3 fallow-deers contained in an enclosure were observed and recorded.

Previous to the birth the does look for a hiding-place. The birth happens during the period of least activity of the day. The parturient does labour more frequently in a lying position than standing. Already within the maternal passages the fetal envelopes are cut by the fawn's hooves, the navel-string breaks during the expulsion. The does extrude their fawns in a lying position. Immediately after the expulsion they lick them dry, directing the taps of their tongue nearly exclusively against the hair-stroke. Before leaving the birth-place they clean it carefully and eat up the placenta.

Between the 4th and 14th minute of life the fawns begin to search for the udder by following the hair-stroke of the maternal body. They drink for the first time one-half hour after birth. The initiative to leave the birth-place and to seek a hiding-place for the fawn is obviously taken by the doe.

Literatur

Altmann, M. (1963): Naturalistic studies of maternal care in Moose and Elk. Maternal Behaviour in Mammals. Ed.: H. L. Rheingold. New York and London.

Bubenik, A. B. (1965): Beitrag zur Geburtskunde und zu den Mutter-Kind-Beziehungen des Reh- und Rotwildes. Z. Säugetierkunde **30**, 65—128.

Gilbert, B. K. (1967): Development of Social Behavior in the Fallow Deer *(Dama dama)*. Z. f. Tierpsychol. **25**, 867—876.

Heidemann, G. (1972): Zur Biologie des Damhirsches *(Cervus dama)*. Hamburg: Parey.

Lau, D. (1968): Beitrag zur Geweihentwicklung und Fortpflanzungsbiologie der Hirsche. Z. Säugetierkunde **33**, 193—214.

Loeffler, G.; Walther, F. (1959/60): Von unsern Mesopotamiern. Jahrb. G. von Opel Freigehege, 12—21.

Meier, E. (1973): Beitrag zur Mutter-Kind-Beziehung beim Damwild und zum Jugend-Verhalten des Damwildes. Unveröffentlichte Diplomarbeit.

Mueller-Using, D.; Schloeth, R. (1956): Das Verhalten der Hirsche. Handb. d. Zool. **8**, 10—28.

Naaktgeboren, C.; Vandendriessche (1962): Beiträge zur vergleichenden Geburtskunde I. Z. Säugetierkunde **27**, 83—110.

Naaktgeboren, C. (1963): Untersuchungen über die Geburt der Säugetiere. Bijdragen tot de Dierkunde **32**.

Slijper, E. J. (1960): Die Geburt der Säugetiere. Handb. d. Zool. **8**, 25.

C. Anhang

Geburtsprotokolle

a. ♀ L: Geburt 10. Juni, 17.02 Uhr

Eröffnungsphase: — 14.45 = — 02.17

— 05.45 = 11.17 Beobachtungsbeginn.
Es werden keine Besonderheiten festgestellt.
Das Muttertier hält sich beim Rudel auf, äst und ruht im gleichen Rhythmus wie dieses.

— 07.31 Das Muttertier läuft vom Rudel weg, kehrt aber wegen einer Störung wieder zurück.
— 07.05 Es tritt allein auf die Wiese hinaus und nähert sich dem Zaun, der das Gehege gegen das Jungholzgebiet abgrenzt, wird gestört und läuft in den Wald zurück.
— 06.57 Es kehrt zum Rudel zurück.
— 06.30 Es steigt allein zum Bach hinunter. Die übrigen Tiere äsen.
— 06.24 — 05.22 bleibt das Tier unauffindbar.
— 05.22 Es rennt unruhig im Wald umher, versucht ins Jungholz zu gelangen und rennt unruhig den Zaun entlang hin und her.
— 05.17 Es läuft durch den Wald und steigt zum Bach hinunter.
— 04.57 Es versucht wieder, in das dichte Gehölz jenseits des Zaunes zu gelangen.
— 04.27 Es äst mit allen übrigen Tieren auf der Wiese.
— 04.04 Es verläßt das Rudel wieder, dieses folgt ihm mit gestreckten Hälsen.
— 03.52 Es legt sich in den Schatten eines Baumes in der Wiese.
— 03.27 Es steht auf.
— 02.25 Das ganze Rudel zieht in das schattige Tobel (die Sonne brennt heiß). Alle Tiere bleiben stehen.

Austreibungsphase: 14.45 — 17.02 = — 02.17 — 00.00

— 02.17 Das Vulva-Fenster öffnet sich.
— 02.14 Die Vorderhufe treten aus der Vulva.
— 02.13 Störung: das Muttertier verläßt seinen Platz und legt sich zum Rudel auf der Wiese.
— 02.06 Die Schnauze des Kalbes erscheint, und gleich darauf tritt der Kopf bis über die Augen aus.
Das Muttertier liegt in halbseitiger Lage rechts und preßt in gleichmäßigen Intervallen.
— 02.04 Eine zeternde Amsel erschreckt das Muttertier, es springt auf, und das Kalb sinkt vollständig zurück.
— 02.03 Die Vorderhufe erscheinen wieder und werden 40 Sek. lang beleckt.
Das Muttertier putzt sich, wedelt mit dem Schwanz und geht umher, preßt zweimal innerhalb 10 Sek., leckt sich das Euter und die Hufe des Kalbes und legt sich dann nieder, auf die untergeschlagenen Beine.
— 01.58 Die Beine erscheinen bis zu den Carpalgelenken. Wenig Fruchtwasser geht ab.
— 01.57 7mal Pressen in 2 Min., wobei das Muttertier sich in halbseitliche Lage bringt.
— 01.54 Wenig Fruchtwasser tropft aus der Vulva.
— 01.53 Pressen: Wenig Fruchtwasser geht ab.
— 01.51 Aufstehen und Pressen: Die Carpalgelenke treten aus. Das Muttertier beriecht sein Euter, dann die Beine des Jungen und beleckt sie. Dann grätscht es die Hinterbeine wie zum Urinieren, erschrickt dann aber (Grund?), und die Carpalgelenke gleiten wieder in die Vagina zurück.
— 01.49 Es beleckt sein Euter und die Hufe des Kalbes; wedelt.
— 01.48 Es geht einige Schritte und leckt dann wieder sein Euter und die Hufe des Kalbes.
— 01.47 Es steigt ins Tobel hinunter, äst kurz (im Übersprung?) und zieht weiter, dabei gleitet das Kalb bis zu den Hufen zurück.
— 01.42 Störung: Das Muttertier läuft durch den Wald, die Hufe des Kalbes verschwinden vollständig.
— 01.39 Das Muttertier zieht durch den Wald.
— 01.22 Es äst beim Rudel.
— 01.16 Es leckt sein Euter, dann die Vulva, preßt und zieht ins Tobel hinunter; das Rudel folgt.
— 00.57 Es rennt vom Rudel weg durch den Wald.
— 00.55 Es steht zwischen Hochstämmen, eine dicke, grünliche Schleim-Schnur hängt aus der Vulva und wird aufgeleckt.
— 00.53 Das Muttertier beleckt die Vulva und preßt: das Vulva-Fenster öffnet sich.
Das Muttertier zieht weiter.
— 00.52 Es bleibt stehen, leckt Euter und Vulva. Die Hufe treten wieder aus.
— 00.33 Das Muttertier tritt auf eine ebene Terrasse am Tobelhang (= Setzplatz).
Starkes Pressen.
— 00.31 Pressen.
Die Hufe des Kalbes sind am oberen Rand des Vulva-Fensters verklemmt und spannen das Perineum stark.
Das Muttertier atmet rasch und keuchend.
— 00.26 Pressen.

— 00.23 Pressen: Ein Huf tritt ganz aus.
Das Muttertier steht auf, Schleim quillt aus der Vulva, und der zweite Huf erscheint. Das Muttertier beleckt unter dem erhobenen rechten Hinterbein hindurch die Vulva und verschlingt den Schleim.
— 00.22 Es wendet sich um 180°, nimmt benäßte Erde auf.
— 00.21 Pressen.
— 00.19 Das Junge sinkt wieder zurück, bis nur noch die Klauenspitzen des einen Hufes sichtbar sind.
— 00.16 Pressen und Lecken der Vulva: beide Hufe erscheinen wieder.
Pressen und Belecken der Hufe.
— 00.14 3mal Pressen in Intervallen von je 30 Sek. Dann plätzt das Muttertier und legt sich nieder.
Pressen in halbseitlicher Lage links.
— 00.12 Das Muttertier steht auf, leckt das Euter, nimmt benäßte Erde und Laub auf, geht einige Schritte und legt sich nieder: halbseitliche Lage rechts. Es atmet rasch und keuchend.
— 00.10 Aufstehen: die Vorderbeine des Kalbes ragen bis über die Carpalgelenke aus der Vulva. Das Muttertier leckt unter dem erhobenen Hinterbein hindurch Schleim von der Vulva.
— 00.09 2mal Pressen mit einem Abstand von 10 Sek.
Es legt sich nieder.
2mal Pressen mit einem Abstand von 10 Sek.
Es steht wieder auf.
— 00.07 Es leckt Schleim von der Vulva und legt sich nieder.
— 00.06 Pressen.
— 00.05 Es steht auf, dreht sich um 180° und unterzieht den Boden einer gründlichen olfaktorischen Kontrolle.
— 00.02 Es legt sich in halbseitliche Lage links nieder.
4mal Pressen in Intervallen von 5 bis 10 Sek.: die Schnauze des Kalbes erscheint, und gleich darauf gleitet sie bis zu den Augen aus der Vulva.
Grünlicher Schleim geht ab.
Das Muttertier beleckt den geborenen Teil des Kopfes und entfernt mit Zungenschlägen Fruchthüllen von den Beinen des Kalbes.
Pressen: der Kopf tritt bis zu den Ohren aus.
— 00.01 Das Muttertier steht auf, wendet sich um 180° und nimmt benäßte Erde und Laub auf, leckt sein Euter, dreht sich um 360° und legt sich nieder.
— 15 Sek. 2mal Pressen (Intervall = 5 Sek.): das Kalb erscheint bis zu den Schultern, dann gleitet das Junge ganz heraus. Es ist über Kopf und Schultern in Epitrichium gehüllt, sein Körper ist mit grünem Schleim überzogen.
Eine große Menge Fruchtwasser fließt aus der Vulva.

Nachgeburtsphase: 17.02 — 19.01

00.00 Das Muttertier ruht sich 20 Sek. aus, steht dann auf, dabei reißt die Nabelschnur nahe am Körper des Jungen, ohne daß ein Rest sichtbar bliebe.
Das Kalb hebt den Kopf, seine Ohren sind schlaff, es schaukelt hin und her.
Das Muttertier beleckt das Kalb, erst am Hals, von unten nach oben, dann der Flanke entlang nach hinten, immer gegen den Haarstrich und schließlich an den Hinterbeinen.
00.01 Das Kalb hebt die Ohren über die Horizontale.
Es wird weiter beleckt. Nach einer Minute legt sich die Mutter so nieder, daß das Junge quer zu ihr liegt und beleckt es weiter.
00.04 Das Junge schüttelt den Kopf. Die Mutter beleckt hierauf sein Gesicht, und zwar auch nur gegen den Haarstrich.
00.05 Das Kalb zieht die Vorderbeine an und stellt sie auf, zieht dann die Hinterbeine an den Körper und biegt die Tarsalgelenke so, daß die Hufe richtig auf der der Erde stehen.
00.06 Die rechte Körperseite ist schon fast ganz trockengeleckt, die Haare sind aufgelockt.
00.07 Das Kalb schüttelt den Kopf und wendet ihn zu seinen Hinterbeinen, die eben beleckt werden, worauf die Mutter seine linke Kopfseite zu säubern beginnt. Hierauf leckt und massiert sie die Analregion des Kalbes.
00.08 Das Kalb versucht, sich auf die Vorderbeine zu erheben.
00.09 Aufstehversuch; es fällt seitlich um und wird beleckt.
00.10 Das Muttertier steht auf, faßt Nachgeburt mit den Zähnen und zieht ein Stück aus der Vulva und verschlingt es.
00.13 Das Kalb hält die Ohren schräg hoch.

00.14 Ein Teil der Nachgeburt hängt aus der Vulva. Das Muttertier leckt Fruchtwasser vom Boden auf, legt sich zum Kalb und beleckt es.
00.15 Aufstehversuch.
00.16 Die Mutter liegt halbseitlich links.
Das Junge kriecht an ihre rechte Schulter und dann ihren Bauch entlang bis zur Bauchmitte. Dann streift es mit seiner Schnauze mehrere Male von der Schulterhöhle bis zur Bauchmitte dem Fell der Mutter entlang.
00.17 Es liegt frontal vor der Mutter und sucht an ihrer Brust. Sie leckt dabei seinen Kopf.
00.19 Es sucht wieder kriechend am Bauch der Mutter und nähert sich mehr dem Euter. Dabei wird es fortwährend beleckt. Durch die starken Zungenschläge wird es jedoch stets daran gehindert, das Euter zu erreichen.
00.22 Durch seine kriechende Fortbewegung während des Euter-Suchens hat sich das Junge an den steil abfallenden Rand der Terrasse gearbeitet.
00.24 Die Mutter beleckt das Junge immer noch intensiv, dabei rollt sie es dicht an den Abgrund.
Das Junge kämpft sich mit gegrätschten Hinterbeinen zum Euter, wird aber durch die Leckbewegungen der Mutter wieder abgedrängt.
Schließlich richtet sich das Kalb vorn auf die Carpalgelenke auf, bleibt in Froschstellung sitzen und scharrt mit den Vorderhufen.
00.26 2 Aufstehversuche: es stürzt jedesmal.
00.27 Es hängt über dem Abgrund, kämpft sich aber wieder hinauf.
00.30 Das Kalb steht erstmals, und zwar sogleich auf den Hufen, d. h. die Carpal- und Tarsalgelenke sind gestreckt! Knie und Fersen sind noch leicht eingenickt. Das Kalb schwankt.
00.32 Naso-nasal-Kontakt mit dem Muttertier. Dann stürzt es.
00.33 Aufstehversuch. Es bleibt in Froschstellung sitzen. Dann aber erhebt es sich auf die hinteren Hufe und die Carpalgelenke.
00.34 Es steht schwankend am Abgrund, mit eingeknickten Hinterbeinen. Die Ohren spielen. Es öffnet die Nüstern weit, zittert und bricht zusammen.
00.36 Das Muttertier steht auf.
Das Junge steht ebenfalls auf.
Das Muttertier zieht Cotyledonen aus der Vulva und verschlingt sie.
00.37 Das Muttertier legt sich nieder und beleckt das Kalb am Rücken, bis es umfällt; es beginnt sofort wieder an der Schulter der Mutter zu suchen und fährt mit der Schnauze ihrem Körper entlang nach hinten.
00.39 Das Junge sucht in der Achselhöhle seiner Mutter. Diese beleckt es dabei in der Strichrichtung, wodurch das Fell glatt und anliegend (!) wird.
00.40 Das Junge steht wieder.
00.41 Es legt sich so nieder, daß seine Mutter quer vor ihm liegt und fährt mit der Schnauze an ihrem Bauch entlang hin und her. Die Mutter beleckt es immer weiter, und zwar so intensiv, daß es immer weiter gegen den Hang-Abbruch geschoben wird.
00.47 Es versucht aufzustehen und purzelt etwa 1 m tief hinunter.
Die Mutter steht auf und leckt sich den rechten Hinterlauf.
00.49 Das Jungtier steht und versucht, den Abhang zu erklettern.
Das Muttertier hat sich abgewendet und leckt Fruchtwasser auf und frißt benäßtes Laub und Erde. Dann zieht sie wieder Cotyledonen aus der Vulva und verschlingt sie.
00.50 Das Kalb zittert vor Anstrengung, schafft 0,5 m und bricht zusammen.
00.52 Das Kalb klettert langsam auf die Terrasse hinauf und tritt zur Mutter. Diese beleckt es und drückt es dadurch zu Boden. Es sucht, beim Kinn beginnend, bis unter das Schulterblatt.
00.54 Das Junge geht an der Rückenseite der liegenden Mutter entlang und versucht, über ihren Rücken hinweg mit dem Äser die Leistengegend zu erreichen.
00.58 Die Mutter leckt abwechslungsweise das Junge und nimmt benäßtes Laub auf.
Das Junge sucht indessen immer weiter die Milchquelle.
01.02 — 01.17 Unterbrechung (techn. Panne).
01.17 Mutter und Kind stehen stumpfwinklig zueinander, das Junge sucht vom Oberschenkel der Mutter bis zur Schulter.
01.18 Das Muttertier verzehrt Cotyledonen, die es aus der Vulva zieht.
01.19 Das Junge sucht zwischen den Vorderbeinen der Mutter, steckt dann seinen Kopf nach caudal zwischen ihre Hinterbeine und stürzt. Die Mutter legt sich zu ihm und beleckt es am Kopf. Das Junge schüttelt den Kopf.

01.22 Das Kalb beriecht seine Leistengegend, leckt dann seinen Äser und sucht wieder am Rücken der Mutter entlang von vorn nach hinten.
01.24 Das Kalb entfernt sich langsam vom Muttertier.
01.29 Es hat bereits eine Entfernung von 4,5 m zurückgelegt. Wendet dann.
01.31 Es geht in einer Distanz von 3,5 m am Muttertier vorbei, untersucht die Wurzeln einer Buche und kehrt wieder um.
01.34 Es legt sich 2 m vor seiner Mutter nieder, diese steht auf, tritt zum Kalb und leckt es.
01.35 Das Junge steht auf, stellt sich spitzwinklig neben die Mutter und streicht mit der Schnauze ihrem Körper entlang nach hinten, erreicht aber das Euter nicht (zu hoch).
01.36 Es sucht zwischen den Vorderbeinen der Mutter, während diese das Euter beleckt.
01.37 Das Muttertier stellt sich spitzwinklig neben das Junge und knickt mit den Hinterbeinen ein (= Urinierstellung). Das Junge faßt sogleich eine Zitze und saugt 60 Sek., bis die Mutter abbricht. Während des Säugens beleckt sie es am Rücken.
01.38 Das Junge sucht erneut.
01.39 Es saugt erst 10 Sek., dann nochmals 20 Sek. Aus der Vulva des Muttertieres hängen immer noch Reste der Nachgeburt.
01.40 Das Muttertier nimmt Laub und Erde auf.
01.42 Es entfernt sich langsam vom Geburtsplatz, das Kalb folgt ihm.
01.43 Es zieht weitere Teile der Nachgeburt aus der Vulva und verschlingt sie.
01.44 Es entfernt sich weiter, das Junge folgt, überholt und stellt sich spitzwinklig zur Mutter.
01.45 — 01.46 Das Muttertier zieht Cotyledonen aus der Vulva.
01.47 Das Junge umkreist die Mutter einmal. Sie legt sich nieder. Cotyledonen werden ausgetrieben und verschlungen (bis 01.49).
01.50 Das Junge beschnuppert Vulva und Schwanz der Mutter.
01.52 Es entfernt sich, die Mutter folgt, überholt es und geht voraus.
01.54 Sie legt sich nieder und leckt das Kalb.
01.56 Das Kalb entfernt sich langsam von der Mutter. Diese beleckt das Euter und frißt Cotyledonen.
01.57 Das Kalb hat sich 4 m entfernt und kehrt wieder zurück. Es legt sich spitzwinklig zur Mutter.
01.59 Das Muttertier steht auf und nimmt Erde und letzte Nachgeburtsreste auf.
Damit ist die Nachgeburtsphase beendet. Die Säuberung des Geburtsplatzes aber ist erst 02.38 abgeschlossen.
02.00 Das Muttertier leckt das Kalb und legt sich dann nieder.
02.06 Das Kalb legt sich hinter der Mutter nieder.
Es wehrt mit dem linken Ohr eine Fliege ab.
Die Mutter steht auf und nimmt blutige Erde auf.
02.07 Sie legt sich neben das Kalb und beleckt es. Das Kalb beschnuppert ihre Flanke.
02.09 Das Kalb beschnuppert seine Keule.
02.14 Es rollt sich ein und döst.
02.16 Mutter und Kind stehen auf, die Mutter leckt das Junge anal und kontrolliert dann den Boden.
02.18 Sie leckt das Junge 2 Min., während es an ihrem Hals sucht.
02.20 Das Kalb steht stumpfwinklig zur Mutter und sucht an ihrer Flanke, wendet sich dann um 180° und nähert sein Maul dem Euter. Die Mutter stößt es mit Zungenschlägen weg.
02.22 Das Junge entfernt sich 4 m, während die Mutter sich niederlegt.
02.23 Es kehrt zurück, sucht an ihrem Rücken und legt sich nieder.
02.27 Die Mutter ruminiert (9 Min.).
02.29 — 02.32 Das Junge döst in eingerollter Bauchlage mit aufgestellten Ohren.
02.32 — 02.37 Es schläft mit horizontal gehaltenen Ohren.
02.37 Es erwacht und wird beleckt.
02.38 Das Muttertier steht auf und nimmt während 1 Min. benetzte Erde auf.
02.40 Es legt sich vor dem Jungen nieder und beleckt es. Das Junge steht auf und wird weiter anal beleckt.
02.41 Es tritt neben die Mutter, beschnuppert ihren Kopf und wird beleckt.
02.42 Das Kalb entfernt sich, kehrt im Halbkreis zurück, sucht und wird beleckt.
02.44 Es legt sich quer vor die Mutter und sucht an ihrer Brust.
02.46 Die Mutter leckt das Euter.
02.48 Das Junge döst.
02.49 Die Mutter steht auf und leckt sich die Hinterbeine, die Vulva und den Schwanz.

02.53 Die Mutter entfernt sich, das Junge folgt ihr. Sie wartet immer wieder, bis das Junge sie eingeholt hat und führt es so auf fast horizontalem Wege das Tobel aufwärts zum Bach. Sie überspringt den Bach. Das Junge weigert sich, den Bach zu überqueren, die Mutter kehrt um und leckt, im Bach stehend, das Junge. Auch der zweite Versuch bleibt erfolglos. Darauf legen sich Mutter und Kind diesseits des Baches nieder.

b. ♀ W: Geburt 13. Juni, 18.06 Uhr

Eröffnungsphase: ? — 14.07 = — 03.59
(Beginn des Protokolls: 12.33 = — 05.33)

— 05.33 — 04.11 Das Tier läuft schon seit dem frühen Vormittag unruhig im Gehege umher. Meistens folgen ihm dabei andere Tiere des Rudels
— 05.19 Das Tier steht am (später definitiv gewählten) Geburtsplatz, einer ca. 50×100 cm großen ebenen Fläche im Tobel, unmittelbar am Bach, 30 cm über dem Wasserspiegel. Es scharrt mit den Vorderhufen in der Erde.
— 05.17 Erstes leichtes Pressen.
— 04.50 Es leckt die Vulva.
— 04.14 Eine fingerdicke Schleimschnur fließt aus der Vulva. Das Tier atmet durch das offene Maul.
— 04.11 Es steht beim Rudel, im Schatten eines Baumes.
— 04.06 Lecken der Vulva.
— 04.00 Es steht auf, wendet sich um 180°, beschnuppert den Boden, leckt Schleim auf, leckt die Vulva unter dem erhobenen rechten Hinterbein hindurch.
— 03.59 Es legt sich nieder, leckt das Euter, preßt in Seitenlage, wobei es beide Hinterbeine nach rechts ausstreckt.

Austreibungsphase: 14.08—18.06 = — 03.58—00.00

— 03.58 Das Tier steht auf und leckt die Vulva; dabei geht ein Strahl Fruchtwasser ab.
— 03.57 Es leckt die Vulva, legt sich nieder, steht auf, leckt die Vulva, legt sich nieder, leckt das Euter.
— 03.53 Es preßt und steht auf. Eine lange Schleimschnur hängt aus der Vulva.
— 03.52 Das Tier geht zum Geburtsplatz, leckt die Vulva unter dem erhobenen rechten Hinterbein und scharrt dann in der weichen Erde.
— 03.43 Es preßt, leckt die Vulva und legt sich nieder.
— 03.41 Es steht auf, preßt, nimmt mit Schleim benäßte Erde auf und scharrt mit den Vorderhufen die Erde auf.
— 03.40 Es legt sich nieder, preßt zweimal in 30 Sek., alle 4 Beine nach rechts ausgestreckt.
— 03.39 Bauchlage. Es preßt zweimal stark, steht auf, kontrolliert den Boden, leckt die Vulva, kontrolliert den Boden.
— 03.38 Bauchlage — Ruminieren.
— 03.35 Das Tier steht auf, preßt, kontrolliert den Boden, scharrt, nimmt benäßte Erde auf, leckt die Vulva unter dem erhobenen linken Hinterbein hindurch.
— 03.31 — 29 Es legt sich nieder und preßt 17mal (Intervalle von 10—15 Sek.).
— 03.29 Es steht auf, leckt die Vulva.
— 03.26 Es legt sich auf die rechte Körperseite und preßt: das Vulvafenster ist geöffnet. Es steht auf, leckt die Vulva.
— 03.25 Es leckt die Vulva und legt sich nieder.
— 03.23 Es steht auf, kontrolliert den Boden und legt sich nieder.
— 03.21 Es steht auf, kontrolliert den Boden und legt sich nieder. Die Hufe des Jungen treten aus, die Carpalgelenke drücken den oberen Rand des Vulvafensters weit hinaus.
Das Muttertier ruht.
— 02.28 — 03.16 Störung: das Tier läuft auf die Wiese hinauf, das Kalb sinkt ganz zurück. Beim Laufen verliert das Tier etwas Fruchtwasser. Es rennt unruhig im Gehege umher.
— 02.50 Es uriniert. Ein Schaufler hält seinen Äser unter den Urinstrahl und flehmt dann ausgiebig.
— 02.51 Das Tier zieht wieder zum Geburtsplatz, aber 2 ♀♀ und 1 ♂ folgen ihm.
— 02.36 Es kehrt zum Rudel zurück.
— 02.26 Äsen.
— 02.25 Es leckt die Vulva.
— 02.22 Das Tier läuft unruhig am Zaun entlang, immer gefolgt vom ♀ B.

— 02.14	Es äst, wird einmal von B bestiegen.
— 01.50	Es legt sich auf der Wiese nieder, preßt leicht, steht auf und leckt die leicht klaffende Vulva. Ein Huf des Kalbes drückt gegen das Perineum.
— 01.24	Das Tier legt sich nieder und preßt: das Vulvafenster öffnet sich. Das Tier steht auf, leckt die Vulva, kontrolliert den Boden, legt sich nieder, preßt mit seitwärts ausgestreckten Beinen.
— 01.19	Es steht auf, kontrolliert den Boden, legt sich auf die linke Körperseite.
— 01.16	Es steht auf, preßt, leckt die Vulva. Beide Hufe zeichnen sich am Perineum ab. Das Tier legt sich nieder.
	Es preßt 4mal (Intervalle je 15 Sek.), steht auf, preßt, leckt die Vulva.
— 01.13	Es legt sich nieder.
— 01.10	Es steht auf, leckt die Vulva, kontrolliert den Boden, legt sich nieder.
— 01.08	Es preßt im Liegen, leckt das Euter, preßt.
— 01.07	Es steht auf, leckt die Vulva und den Boden, legt sich auf den Bauch, die Beine sind untergeschlagen.
— 01.05	Es preßt 3mal (Intervalle je 15 Sek.), kaut dann.
— 01.01	Es preßt 3mal (Intervalle 15 und 10 Sek.), steht auf: ein Vorderlauf des Kalbes ist sichtbar. Das Muttertier leckt die Vulva, legt sich nieder.
— 01.00	Es preßt, steht auf, leckt die Vulva. Nur noch eine Klaue des Kalbes ist sichtbar.
— 00.59	Das Muttertier legt sich nieder und preßt einmal.
— 00.55	Es preßt 4mal (Intervalle 5 bis 15 Sek.).
— 00.54	Es steht auf, leckt die Vulva, legt sich nieder. Der eine Huf des Jungtieres hat sich am Vulvarand verklemmt. Das Muttertier preßt einmal.
— 00.53	Es steht auf, leckt die Vulva, legt sich nieder.
— 00.52	Einmaliges Pressen.
— 00.47	4mal Pressen (Intervalle je 5 Sek.). Das Tier steht auf, leckt die Vulva und den Huf des Jungtieres.
— 00.46	Es kontrolliert den Boden und legt sich nieder.
— 00.44	Es steht auf, leckt das Euter und die Vulva, kontrolliert den Boden und legt sich nieder.
	2mal Pressen. Es leckt die Vulva.
— 00.43	Einmal Pressen. Es steht auf, leckt die Vulva, legt sich nieder, preßt, steht auf, legt sich wieder nieder.
— 00.42	Es steht auf, leckt die Vulva, legt sich nieder und preßt einmal.
— 00.41	Es steht auf, geht einige Schritte, legt sich nieder. Die Carpalgelenke drücken gegen das Perineum.
— 00.36	Es steht auf. Die Vorderläufe des Kalbes drücken das Perineum stark hinaus. Das Muttertier kauert und preßt einmal, leckt die Vulva, die nur wenig eröffnet ist, preßt einmal und legt sich nieder.
— 00.35	Es läuft weg, das Kalb gleitet etwas zurück.
— 00.32	Das Muttertier liegt auf der Wiese und preßt einmal.
— 00.31	Es steht auf, leckt die Vulva, aus der ein Huf ragt. Das Tier geht wieder einige Schritte.
— 00.31	Es legt sich nieder.
— 00.26	Das Tier geht langsam weg und steigt ins Tobel zum Geburtsplatz hinunter.
— 00.21	Einmal Pressen.
— 00.18	Einmal Pressen.
— 00.17	3mal Pressen (Intervalle 15 und 5 Sek.). Das Tier leckt die Vulva.
— 00.16	Es scharrt mit den Vorderhufen in der Erde und legt sich nieder.
— 00.13	7mal Pressen (Intervalle 5mal 5 Sek. und 20 Sek.).
— 00.12	Es steht auf, leckt die Vulva, steht dann reglos.
— 00.09	Es kontrolliert den Boden und legt sich nieder.
— 00.07	Es seht auf, preßt einmal, leckt die Vulva.
— 00.05	Ein Vorderlauf tritt bis zum Carpalgelenk aus und wird beleckt.
— 00.04	Es legt sich nieder, preßt 2mal (Intervall 5 Sek.).
— 00.03	Der zweite Vorderlauf erscheint.
	9mal Pressen (Intervalle 2 bis 6 Sek.). Das Muttertier steht auf. Es blutet stark am Perineum! — Die Schnauze des Jungen wurde ausgetrieben. Das Tier leckt Schnauze und Hufe des Jungtieres.
— 00.01	Es legt sich nieder, steht wieder auf, leckt die geborenen Körperteile, scharrt, legt sich nieder. 2mal Pressen (Intervall: 9 Sek.): das Kalb gleitet bis zu den Hinterläufen aus den Geburtswegen.
00.00	Das Muttertier steht auf: das Kalb ist geboren. Es ist vollkommen frei von Epitrichium, nur naß. Die Nabelschnur ist gerissen, am Kalb ist kein Nabelschnur-Rest sichtbar. Aus der Vulva des Muttertieres hängen keine Nachgeburtsteile.

Nachgeburtsphase: 18.06 — 20.36 = 00.00 — 02.30

00.01 Das Muttertier leckt das Kalb. Dieses hebt den Kopf und läßt ihn hin- und herpendeln. Es hält die Augen offen.

00.02 Das Muttertier legt sich antiparallel dicht neben dem Kalb nieder. Seine Fersen sind blutverschmiert.

00.04 Das Kalb sucht am Leib des Muttertieres.
Das Muttertier leckt den Kopf des Kalbes. Das Kalb schüttelt den Kopf. Seine Ohren hängen schlaff. Es stößt mit dem Äser in Richtung Euter, beginnt dann in der Achselhöhle zu suchen und streicht dem Bauch des Muttertieres entlang nach hinten.
Das Muttertier leckt es am Hals.

00.08 Das Muttertier steht auf. Das Kalb zeigt erste Intentionsbewegungen zum Aufstehen. Das Muttertier legt sich quer neben das Kalb und leckt es, gegen den Haarstrich, vom Bauch gegen den Rücken.
Das Kalb stößt mit dem Äser gegen die Brust der Mutter und steckt seinen Kopf in ihre Ellbogenbeuge.

00.10 Erster Aufstehversuch des Kalbes und Sturz.

00.12 Das Muttertier leckt Fruchtwasser vom Boden auf.

00.13 Es beleckt das Kalb.

00.14 Aufstehversuch des Kalbes.

00.16 Aufstehversuch.

00.17 Das Kalb erhebt sich auf den Hinterbeinen, fällt, versucht wieder aufzustehen und überrollt dabei rückwärts. Es liegt nun von der Mutter wegorientiert.

00.18 Das Muttertier steht auf, beleckt die Vulva und leckt Fruchtwasser vom Boden auf. Das Kalb steht auf (!), schwankt vor- und rückwärts, macht die ersten Gehversuche in Richtung Mutter und stürzt.

00.20 Aufstehversuch. Das Muttertier tritt zum Kalb und beleckt es am Kopf. Dadurch stürzt dieses rückwärts und liegt nun hart am Bach, zwischen fußballgroßen Steinen. Aufstehversuch. Es gelingt ihm, sich auf die Carpalgelenke aufzustützen.

00.21 Das Muttertier beleckt das Kalb weiter, dieses stürzt. Das Muttertier geht einige Schritte zurück, tritt dann wieder zum Kalb und beleckt es anal.

00.22 Es scharrt hinter dem Kalb im Boden.

00.24 Aufstehversuch.

00.26 Das Kalb steht, sein Kopf wird aber von einem liegenden Ast heruntergedrückt. Es fiept. Das Muttertier tritt zum Kalb und beleckt es. Das Kalb kann seinen Kopf befreien. Es fiept nochmals.

00.30 Das Muttertier geht 3 m weg und legt sich nieder.

00.33 Das Kalb legt sich nieder und taucht dabei die Analregion ins Wasser. Es fiept und versucht aufzustehen.

00.36 Es steht und fiept weiter.

00.39 Das Muttertier tritt zum Kalb und leckt es.

00.40 Das Kalb wird durch die Leckbewegungen des Muttertieres daran gehindert, aus dem Bach zu klettern.

00.42 Es arbeitet sich aus dem Bachbett heraus. Das Muttertier leckt es intensiv.

00.54 Das Muttertier liegt neben dem Kalb und beleckt es.

01.00 Das Kalb steht.

01.00 Es sucht 2mal in der Fersenbeuge der Mutter. Das Muttertier wendet sich um, legt sich vor dem Kalb nieder und beleckt es. Das Kalb steht nun auf der Rückseite der Mutter und sucht, an ihrem Nacken beginnend, ihrem Körper entlang bis zum Becken, wendet und fällt vor ihr nieder.

01.04 Das Kalb steht auf und sucht wieder am Rücken der Mutter. Diese steht auf, beleckt die Vulva, nimmt benäßte Erde auf, legt sich vor das Kalb und beleckt es. Dieses folgt mit dem Äser ihrem Rücken entlang caudalwärts und wendet sich wieder ihrem Kopf zu. Es wird sofort wieder beleckt, weicht aus, sucht wieder am Rücken der Mutter, fällt und bleibt, an sie geschmiegt, liegen.

01.07 Das Muttertier steht auf, beleckt die Vulva und dann das Kalb. Dieses steht stumpfwinklig zur Mutter und sucht an ihrem Bauch. Die Mutter dreht sich so, daß das Kalb senkrecht zu ihr steht. Das Kalb sucht von vorne her zwischen ihren Vorderbeinen, dann ebenso von hinten.

01.09 Das Muttertier liegt. Das Kalb umkreist es, immer suchend und wird dauernd beleckt.

01.11 Das Kalb legt sich parallel neben die Mutter.

01.15 Es sucht an ihrem Rücken von vorn nach hinten.

01.16 dto.
Das Muttertier steht auf, beleckt die Vulva und kontrolliert den Boden.

01.17 Es legt sich nieder, beleckt das Euter. Es beleckt das Kalb, sobald es in Reichweite kommt, und immer gegen den Haarstrich. Das Kalb umkreist die Mutter.
01.20 Es beginnt an ihrem Halsansatz zu suchen und streicht mit dem Äser ihrem Leib entlang nach hinten. Das Muttertier steht auf. Das Kalb steht nun spitzwinklig zur Mutter, findet das Euter und leckt daran. Dabei hebt das Muttertier das dem Kalb zugewandte Hinterbein hoch (= Euter-Präsentieren!). Das Kalb geht aber unter der Mutter durch und beleckt ihren Schwanz.
01.21 Es findet das Euter und trinkt während 25 Sek., wobei das Muttertier wieder das Hinterbein hochhebt.
00.22 Das Kalb sucht in der Eutergegend und trinkt dann während 5 Sek.
01.23 Das Muttertier tritt zum 2,5 m entfernt liegenden Kalb K des Tieres L und beleckt es. L springt herbei, entfernt sich aber gleich wieder. K_L beschnuppert die Vulva von W, sucht das Euter und trinkt. Das Muttertier präsentiert das Euter und beleckt K_L am Rücken.
01.24 Das Muttertier präsentiert das Euter seinem eigenen Kalb, aber K_L tritt wieder herbei und trinkt während 10 Sek. und wird dabei am Rücken beleckt.
01.27 K_L entfernt sich. K_W sucht das Euter, kann es aber nicht erreichen, da die Mutter über ihm am Hang steht.
01.32 Das Muttertier geht einige Schritte. Das Kalb folgt langsam und wird beleckt. Es sucht am Halsansatz der Mutter, stellt sich dann spitzwinklig zu ihr und streicht mit dem Äser ihrem Leib entlang nach hinten. Das Muttertier geht weiter, nimmt wenig benäßte Erde auf und legt sich nieder.
01.34 Das Kalb legt sich parallel neben die Mutter und wird am Hals und Rücken beleckt.
01.35 Das Muttertier beleckt das Euter. Das Kalb steht auf und tritt frontal vor die Mutter. Diese beleckt wieder das Euter. Das Kalb schaut zu und nähert sich dann dem Euter.
01.37 Das Muttertier aber steht auf und nimmt benäßte Erde auf.
01.38 Das Muttertier legt sich nieder und beleckt sich die Flanke und das Euter. Das Kalb legt sich spitzwinklig neben die Mutter.
01.39 Es steht wieder auf, sucht an ihrem Leib und legt sich wieder neben sie.
01.43 Das Muttertier steht auf, zieht Fruchthüllen aus der Vulva und verschlingt sie, mit Unterbrechungen, bis 01.53.
01.47 Es beleckt das Kalb an Kopf und Hals und nimmt Erde auf.
01.48 Es legt sich nieder. Das Kalb steht auf und umkreist das Muttertier.
01.53 Das Muttertier beleckt das Kalb anal, steht auf, zieht Teile der Nachgeburt aus der Vulva und verschlingt sie.
01.56 Es nimmt Erde auf und legt sich nieder.
01.58 Das Kalb legt sich neben die Mutter. Diese steht auf und zieht Nachgeburtsteile aus der Vulva.
01.59 Das Muttertier legt sich nieder.
02.03 Es steht auf, zieht während 7 Min. Nachgeburtsteile aus der Vulva und verschlingt sie.
02.18 Es nimmt Nachgeburtsteile vom Boden auf.
02.20 Eine kopfgroße Blase quillt aus der Vulva; das Tier zerbeißt sie.
02.25 Es duckt sich und preßt, nimmt dann benäßte Erde auf.
02.26 Es frißt während 5 Min. Teile der Nachgeburt, die es in Fetzen aus der Vulva zieht.
02.31 Das Muttertier beleckt das Kalb am Rücken.
02.42 Es säugt das Kalb während 30 Sek., dann gleich während 80 Sek. und beleckt es dabei anal.
02.46 Es säugt das Kalb während 30 Sek.
02.52 = 20.58 Abbruch der Beobachtung.

c. ♀ S: Geburt 11. Juni, 17.01 Uhr

Eröffnungsphase: Nicht beobachtet.

Austreibungsphase: 14.40 — 17.01 = — 02.20 — 00.00

— 02.20 Die Vorderhufe, mit hellgelbem Eponychium, sind bereits sichtbar. Der Beobachter wird benachrichtigt.
— 01.50 Das Muttertier steht mit gesenktem Schwanz, die Hufe sind ganz in die Vagina zurückgeglitten.
— 01.47 Es hebt den Schwanz und preßt: die Hufe erscheinen wieder.

— 01.46 Es leckt unter dem erhobenen linken Hinterlauf hindurch die Vulva. Beim Senken des Beines sinkt das Kalb wieder zurück.
Anschließend zieht das Muttertier während 2 Minuten.
— 01.43 — 01.34 Das Muttertier steht regungslos.
— 01.34 Es leckt unter dem erhobenen rechten Hinterlauf hindurch die Vulva.
— 01.33 Es äst; das Rudel zieht herbei und äst.
— 01.32 wie bei 01.34.
— 01.31 Heftiges Schwanzwedeln.
— 01.30 Das Muttertier verläßt das Rudel und läuft durch den Wald. Es versucht während 8 Min. durch den Zaun ins dichte Jungholz zu gelangen. Nachher läuft es mit horizontal gehaltenem Schwanz durch den Wald, kehrt zurück und rennt weitere 5 Min. unruhig am Zaun entlang.
— 01.11 Das Muttertier legt sich im Tobel auf einer ebenen, mit altem Laub bedeckten Stelle zwischen Hochstämmen nieder (dies ist dann der später definitiv gewählte Geburtsplatz).
— 01.01 Zwei Schaufler (zweijährige Böcke) treten zum Muttertier und beschnuppern den Boden rings um das Tier. Es reagiert nicht darauf.
— 01.00 Es steht auf und preßt, die Hufe erscheinen. Das Muttertier biegt den Hals zurück und leckt die fast ausgetretenen Hufe; der obere Vulva-Rand wird von den Hufen einige cm herausgedrückt.
Das Muttertier geht ein paar Schritte und leckt die Vulva wieder.
— 00.59 Es kehrt wieder an dieselbe Stelle zurück und legt sich halb auf die linke Seite.
— 00.58 Es steht auf, beleckt die Vulva, dreht sich und leckt nochmals die Vulva.
— 00.57 Es liegt halbseitlich rechts und preßt, wobei es die Beine in den Boden stemmt, ein Huf tritt vollends aus.
— 00.56 Das Muttertier beleckt das Euter, steht dann auf und legt sich gleich wieder nieder.
— 00.55 Es liegt auf den untergeschlagenen Beinen. Der zweite Huf tritt ganz aus.
— 00.54 Es steht auf und leckt die Vulva; die Hufe verschwinden wieder, der Schwanz wird gesenkt. Das Muttertier entfernt sich vom Bett, überspringt den Bach, zieht auf die Wiese und bleibt im Schatten eines Baumes stehen.
— 00.49 Es rennt mit steil erhobenem Schwanz in den Wald und verschwindet.
— 00.39 Es findet sich wieder am Geburtsplatz ein.
— 00.38 Es leckt die leicht herausgedrückte Vulva, in deren Fenster die Eponychien eines Hufes sichtbar sind. Hierauf legt es sich nieder; seine Ohren spielen.
— 00.35 Es steht auf, beleckt die Vulva, beschnuppert den Boden und legt sich nieder.
— 00.34 Halbseitliche Lage links. Pressen. Es steht auf, ein Huf ragt einige cm aus der Vulva. Das Muttertier beleckt die Vulva, wobei etwas Fruchtwasser herausspritzt, das z. T. aufgeleckt wird.
— 00.33 Das Muttertier entfernt sich und trabt auf die Wiese und bleibt stehen, sich ab und zu die Vulva leckend.
— 00.29 Das Muttertier geht im Schritt, mit horizontal gehaltenem Schwanz, wieder zum Geburtsplatz zurück, wo es nach allen Seiten aufmerksam sichert.
— 00.25 Es läßt sich auf die untergeschlagenen Beine nieder und preßt mit Intervallen von 15 Sek. dreimal hintereinander. Dabei atmet es keuchend. Beim dritten Pressen gehen Fruchtwasser und Schleim ab.
— 00.16 Es steht auf, nimmt Schleim und benäßte Erde auf und legt sich wieder nieder, steht aber nach dem Ertönen einer Autohupe gleich wieder auf. Es leckt Schleim von der Vulva, entfernt sich 8 m und legt sich halbseitlich rechts nieder.
— 00.15 Pressen.
— 00.14 Es leckt das Euter.
— 00.13 Der zweite Huf tritt aus. Es beleckt die Vulva. Die Hufe erscheinen bis zu den Carpalgelenken und werden beleckt.
— 00.12 Die Hufe gehen wieder bis auf die Klauenspitzen zurück, und der Schwanz senkt sich langsam.
— 00.10 Das Muttertier beleckt unter dem erhobenen rechten Hinterlauf hindurch die Vulva, wobei ein Strahl Fruchtwasser abgeht. Dann legt sich das Tier wieder nieder, worauf die Beine des Kalbes wieder bis zu den Carpalgelenken austreten.
— 00.06 Es steht auf, Fruchtwasser tropft aus der Vulva. Das Muttertier beleckt die Vulva und die Hufe des Kalbes. Das Kalb sinkt wieder etwas zurück. Das Muttertier bleibt 1½ Min. unbeweglich, mit leicht gekrümmtem Rücken, stehen.
— 00.04 Es hebt den Schwanz und preßt: die Hufe treten wieder bis zu den Carpalgelenken aus der Vulva. Es beleckt die Hufe des Kalbes, entfernt sich dann wieder vom Bett, tritt an die zuerst gewählte Stelle, kontrolliert sie und legt sich nieder. Pressen in halbseitlicher Lage mit ausgestreckten Hinterbeinen. Es preßt 7mal mit

Intervallen von 2—4 Sek. Die Nase des Kalbes erscheint im Vulvafenster. 4mal Pressen mit Intervallen von je 6 Sek.

— 00.02 Starkes Pressen. Das Muttertier steht auf: der Kopf tritt bis zu den Ohren aus. Das Muttertier biegt den Hals zurück und beleckt das Kalb. Fruchtwasser tropft ab.
Pressen. Es beleckt die Vorderbeine des Kalbes.

— 00.01 Das Muttertier nimmt benäßte Erde und Laub auf und legt sich wieder nieder.

00.00 Pressen: das Kalb wird bis zu den Hinterbeinen ausgetrieben. Dann ruht sich das Muttertier 30 Sek. aus.
Hieraus beleckt es während 40 Sek. intensiv den Kopf, die Ohren und den Hals des Kalbes, wobei das Kalb den Kopf hebt und ihn schüttelt.
60 Sek. nach der Geburt wendet das Kalb seinen Kopf bereits zu seinen — noch ungeborenen — Hinterbeinen. Gleichzeitig steht das Muttertier auf, so daß die Hinterbeine des Kalbes vollends aus der Vulva gleiten. Fruchthäute hängen aus der klaffenden Vulva.
Das Kalb wurde mit bereits abgerissener Nabelschnur geboren. Ein Nabelschnur-Rest konnte nicht festgestellt werden. Auch war das Kalb vollkommen frei von Epitrichium, sein Haarkleid war naß und glatt anliegend.

Nachgeburtsphase: 17.10 — 18.38

00.00 Das Kalb pendelt mit dem Kopf hin und her, während ihm das stehende Muttertier die seitwärts nach hinten ausgestreckten Hinterbeine beleckt.

00.01 Das Kalb hält den Kopf hoch, die Ohren steil nach hinten oben gerichtet. Es schüttelt den Kopf. Das Muttertier beleckt es an den Hinterbeinen, am Oberschenkel, am Anus und an der Flanke. Die kräftigen Zungenschläge werden dabei in der Richtung gegen den Haarstrich geführt. Dann wird auch der Kopf wieder beleckt.

00.03 Erste Intentionsbewegungen zum Aufstehen.
Das Muttertier legt sich so nieder, daß das Kalb quer vor ihm liegt und beleckt es am Kopf, am Maul, an den Ohren, am Hals und an der rechten Körperseite weiter während 3 Min.

00.05 Das Kalb schüttelt sich.

00.06 Schwacher Aufstehversuch.
Das Muttertier nimmt Fruchthüllen vom Boden auf und beleckt dann das Kalb anal.

00.07 Das Kalb zieht die Hinterbeine unter seinen Körper und versucht aufzustehen.
Es steht auf den Carpal- und Tarsalgelenken und fällt nach 20 Sek. um.
Das Muttertier beleckt das Kalb weiter, das fortwährend mit dem Kopf vorstößt (= Intentionsbewegungen zum Aufstehen).

00.08 Erste olfaktorische Kontaktaufnahme des Kalbes zum Muttertier, während es beleckt wird!
Neue Intentionsbewegungen zum Aufstehen.

00.09 Das Muttertier nimmt benäßte Erde auf und legt sich dann wieder so hin, daß das Kalb quer vor ihm liegt und leckt dessen linke Flanke während 3 Min., immer von hinten unten nach vorne oben (d. h. also gegen den Haarstrich).

00.12 Das Kalb wendet den Kopf nach hinten und richtet die Ohren nach vorne.
Das Muttertier beleckt sich das Euter, dann Kopf und Hals des Kalbes; und schließlich leckt es sich die eine Körperseite von der Schulter bis zum Euter.

00.16 6 Aufstehversuche bis 00.20

00.20 Aufstehversuch, auf die Carpalgelenke aufgestützt.
4 weitere Aufstehversuche.

00.25 Das Kalb steht, hinten auf den Phalangen-Spitzen, vorn noch auf den Carpalgelenken.
Das Muttertier beleckt das stehende Kalb, steht dann auch auf. Nach 90 Sek. fällt das Kalb um.

00.27 Es steht wieder, wird anal beleckt und stürzt nach 20 Sek.

00.28 Das Muttertier nimmt aus der Vulva hängende Fruchthäute auf, kaut, schluckt und zieht weitere Fetzen von Nachgeburt aus der Vulva.

00.29 Das Kalb steht wieder und sucht am Muttertier: Zuerst stößt es mit der Schnauze in die Fersenbeuge der Mutter, dann in die Achselhöhle, fährt hierauf dem Körper der Mutter entlang nach hinten. In der Mitte des mütterlichen Körpers angelangt, fällt es aber um und wird wieder beleckt.

00.30 Das Junge steht wieder, sucht wieder, in der Achselhöhle beginnend und nach hinten dem Körper der Mutter entlang gleitend, wobei es sich dem Euter nähert. Bevor es aber noch das Euter erreicht hat, wird es anal beleckt, „unterwandert" das Muttertier und stürzt.

00.31 Das Muttertier legt sich nieder, steht aber gleich wieder auf, wobei eine fußballgroße, rosa schimmernde Blase aus der Vulva quillt. Das Muttertier legt sich wieder nieder; dabei platzt die Blase. Es zieht, seitlich liegend, unter dem erhobenen rechten Hinterbein hindurch Fruchthüllen aus der Vulva und zerkaut sie.
00.33 Dabei tritt eine weitere, etwas kleinere Blase heraus, die es beleckt.
00.38 Das Junge steht wieder und sucht am Rücken der liegenden Mutter.
00.39 Das Muttertier steht auf. Dabei gleitet ein großer Teil der Nachgeburt aus der Vulva, und die mit Fruchtwasser gefüllte Blase platzt.
00.40 Das Junge stürzt.
00.41 Das Junge steht wieder, sucht in der Leistengegend der Mutter, findet das Euter und stößt einmal mit der Schnauze dagegen. Gleich darauf fällt es durch das intensive Belecken durch die Mutter wieder um.
00.42 Es steht wieder auf, sucht und berührt mit der Stirne das Euter. Dann beginnt es aber wieder, an der Schulter der Mutter zu suchen, fährt nach hinten, erreicht das Euter und saugt 5 Sek. Hierauf folgen weitere Saugversuche: das Junge findet jeweils das Euter, nicht aber die Zitzen.
00.43 Es stürzt wieder und wird intensiv beleckt.
00.44 Es steht wieder, sucht am Euter, dann von hinten zwischen den Vorderbeinen der Mutter, wendet sich und geht zwischen ihren Hinterbeinen hindurch.
00.45 Die Mutter frißt die Fruchthüllen auf. Das Kalb beschnuppert dabei ihren Kopf und sucht dann von vorn zwischen ihren Vorderbeinen.
00.46 Das Muttertier nimmt benäßtes Laub und Erde auf. Das Junge fällt vor ihm nieder, steht aber gleich wieder auf und sucht, hinter den Vorderbeinen beginnend.
00.48 Beim Nach-hinten-Streichen berührt es mit seiner Stirne die Zitzen, hebt die Schnauze, faßt eine Zitze und saugt 8 Sek. lang. Dann fällt es wieder, steht aber sofort wieder auf, findet das Euter sogleich und trinkt während 50 Sek, wobei es vom Muttertier an Rücken und Anus beleckt wird.
Nach einer Pause von 25 Sek. sucht es das Gesäuge wieder, saugt 15 Sek. und gleich anschließend 25 Sek. und wird weiter beleckt.
00.51 Das Junge trinkt weitere 10 Sek., während das Muttertier benäßtes Laub aufnimmt.
00.52 Das Junge bricht unter der Mutter in den Gelenken ein und bleibt liegen.
01.02 Das Junge steht; die Mutter legt sich nieder und beleckt das Kalb. Es weicht immer wieder aus.
01.05 Das Kalb fällt und schüttelt den Kopf, wird weiter beleckt.
01.07 Es steht wieder und wird weiter beleckt.
01.08 Es geht einige Schritte.
01.09 Das Muttertier zieht Fruchthüllen und Cotyledonen aus der Vulva und frißt sie. Das Junge umkreist die Mutter und bewindet sie.
01.11 Das Kalb legt sich antiparallel neben die Mutter und wird beleckt.
01.13 Es rollt sich ein und schließt die Augen.
01.15 Die Mutter beleckt es wieder, es öffnet die Augen.
01.28 Das Muttertier steht auf, das Junge ebenfalls. Es sucht zwischen den Hinterbeinen der Mutter; diese präsentiert das Euter, indem sie das linke Hinterbein hebt. Das Kalb aber wendet sich gegen ihren Kopf und sucht in ihrer Achselgegend.
01.35 Das Junge saugt 20 Sek. und leckt sich dann die Schnauze.
01.37 Die Mutter legt sich nieder und frißt unter dem erhobenen linken Hinterbein hindurch die letzten Cotyledonen, die sie aus der Vulva zieht.
Damit ist die Nachgeburtsphase beendet.
01.39 Das Junge umkreist die Mutter 2 Min. lang.
01.41 Es legt sich stumpfwinklig zur Mutter nieder und wird am Kopf beleckt.
02.02 Mutter und Kind stehen. Das Junge saugt einige Sekunden, faßt dann aber eine andere Zitze und saugt 10 Sek.
02.16 Das Kalb liegt nahe an einem Baumstamm zwischen dicken Wurzeln; die Mutter äst 6 m davon entfernt.
02.18 Die Mutter legt sich 7 m vom Kalb entfernt nieder.
02.30 Die Beobachtung wird abgebrochen. Mutter und Kind liegen beisammen.

d. ♀ H: Geburt 14. Juni, nach 21.00 Uhr

Eröffnungsphase: ? — 15.33 = — 05.37

14.20 = — 07.10 Beobachtungsbeginn. Das Tier verhält sich normal.
— 06.49 Das Tier legt sich dicht neben ein 2 Tage altes Kalb und bleibt 3 Min., ohne soziales Verhalten zu zeigen.

— 06.46 Es steht auf, streckt sich, geht weg und äst 15 Min.
— 06.30 — 06.23 Das Tier wird unruhig, legt sich 4mal nieder und steht gleich wieder auf.
— 06.22 Es legt sich auf die linke Körperseite und streckt alle 4 Läufe seitlich aus.
— 06.11 Es wälzt sich, steht auf: eine fingerdicke Schleimschnur hängt aus der Vulva. Das Tier rennt über die Wiese in den Schatten eines Baumes.
— 06.09 Es legt sich nieder, preßt, steht auf und bleibt unbeweglich während 5 Min.
— 06.03 Es äst während 9 Min.
— 05.54 Es legt sich nieder, steht, liegt, steht.
— 05.53 Es legt sich nieder, steht auf und äst während 12 Min.
— 05.40 Es leckt die Vulva, streckt sich beim Gehen.
— 05.38 Es legt sich nieder und steht wieder auf. Eine fingerdicke Schleimschnur quillt aus der Vulva.
— 05.37 Es legt sich nieder, wälzt sich, steht auf. Das Tier beschnuppert die Schleimschnur. Die Vulva ist eröffnet!

Austreibungsphase: 15.54 — ca. 21.30

— 05.36 Die Vulva ist eröffnet. Das Tier liegt.
— 05.35 Einmal Pressen. Das Tier steht auf.
— 05.32 Es legt sich nieder und steht auf.
— 05.30 Liegen.
— 05.24 Es steht auf, geht einige Schritte, legt sich nieder und steht sogleich wieder auf.
— 05.10 Es äst im Rudel.
— 04.29 Es steht auf, äst, legt sich nieder, preßt 3mal (Intervalle: 5 Sek. und 15 Sek.).
— 04.27 Das Tier legt sich nieder, steht auf, äst etwas, legt sich nieder und preßt einmal.
— 04.26 Es steht auf und äst. Das Tier hält den Schwanz horizontal ausgestreckt.
— 04.11 Es legt sich nieder und preßt einmal.
— 04.10 Es steht auf, legt sich nieder und steht wieder auf.
— 04.09 Niederlegen.
— 04.07 Einmal Pressen.
— 04.04 Es steht auf, hält den Schwanz horizontal.
— 04.01 Äsen.
— 03.55 Das Tier legt sich nieder.
— 03.42 Es steht auf. Es läuft 15 m vom Rudel weg Richtung Wald, steht 15 Sek. und kehrt zum Rudel zurück.
— 03.40 Es kontrolliert den Boden olfaktorisch und legt sich nieder.
— 03.39 Es geht unruhig am Zaun, der es vom Jungholz trennt, entlang und beleckt die Vulva.
— 03.37 Äsen.
— 03.26 Das Tier beleckt die Vulva.
— 03.24 Das Tier hebt den linken Hinterlauf und beleckt darüber hinweg die Vulva. Diese öffnet sich weiter, und eine tennisballgroße, gelbschimmernde Fruchtblase wird ausgetrieben. Das Tier beleckt diese und die Vulva unter dem erhobenen rechten Hinterlauf hindurch. Die Fruchtblase verschwindet langsam wieder in der Vagina.
— 03.23 Das Tier beleckt die Vulva über das angehobene linke Hinterbein hinweg und legt sich wieder nieder.
— 03.22 Es steht auf. Die Fruchtblase tritt wieder aus, Fruchtwasser tropft ab. Das Tier beleckt die Fruchtblase.
— 03.20 Die Fruchtblase ist wieder tennisballgroß. Die Vulva ist handtellergroß eröffnet.
— 03.19 Das Tier nimmt benetztes Gras auf und leckt Fruchtwasser von Gräsern und vom Boden auf.
— 03.12 Es legt sich nieder.
— 03.10 Es steht auf. Schleim quillt aus der Vulva. Das Tier verläßt das Rudel und legt sich am Zaun gegen den Jungwuchs nieder.
— 03.09 3mal Pressen (Intervalle: 15 Sek. und 10 Sek.).
— 03.08 Das Tier beleckt das Euter.
— 03.03 Einmal Pressen.
Das Tier liegt halbseitlich links, die Beine sind halb untergeschlagen.
Einmal Pressen. Das Tier streckt dabei die Beine nach der Seite aus.
— 03.02 Es steht auf und beleckt die Vulva und die Fruchtblase.
Hierauf nimmt es während 4 Min. benetzte Erde auf.
— 02.57 Es legt sich nieder in Bauchlage, Hals und Kopf flach ausgestreckt.
— 02.59 5mal Pressen mit nach links ausgestreckten Läufen (Intervalle: 10, 5, 20, 30 Sek.). Es steht wieder auf.

— 02.37 Das Tier beleckt den Boden.
Einmal Pressen: Fruchtwasser geht ab.
— 02.36 Einmal Pressen: die Hufe des Kalbes drücken gegen das Perineum. Das Tier legt sich nieder.
— 02.35 3mal Pressen (Intervalle: 5 Sek. und 15 Sek.). Das Tier steht auf und beleckt die Vulva. Die Vulva ist weit offen, ein Huf des Kalbes hat sich am oberen Rand des Vulvafensters verklemmt. Die Fruchtblase ist noch tennisballgroß.
— 02.34 Das Tier nimmt benäßte Erde und Blätter auf. Es legt sich nieder (Bauchlage). Einmal Pressen.
— 02.33 Einmal Pressen, die Läufe nach rechts ausgestreckt. Es steht auf und beleckt die Vulva.
— 02.30 Es beleckt Vulva und Euter, leckt dann Schleim vom Boden auf.
— 02.29 Es legt sich nieder. Einmal Pressen.
Es steht auf, beleckt die Vulva, legt sich nieder in halbseitlicher linker Lage und beleckt Vulva und Euter.
— 02.26 2mal Pressen. Das Tier steht auf, kontrolliert den Boden, legt sich nieder und preßt einmal.
— 02.24 Es steht auf und kontrolliert den Boden, geht 6 Schritte, kontrolliert den Boden und legt sich nieder. 2mal pressen mit seitwärts in den Boden gestemmten Läufen. Dann ruht das Tier während 10 Min.
— 02.13 Es beleckt das Euter.
— 02.09 Es steht auf und beleckt Vulva und Fruchtblase.
— 02.08 Es legt sich nieder. Einmal Pressen: die Fruchtblase platzt. Das Tier steht auf: die Hufe des Kalbes treten aus. Das Tier läuft, äst kurz, läuft weiter und legt sich beim Rudel nieder. Ein Huf ragt aus der Vulva.
— 02.03 Einmal Pressen. Das Tier steht auf, beleckt den Huf des Kalbes und verschlingt Schleim.
— 02.02 Das Tier nimmt benäßtes Gras auf und legt sich nieder.
— 01.55 Das Tier steht auf, preßt, legt sich nieder und preßt stark, wobei es sich wälzt.
— 01.54 Es steht auf.
— 01.53 7mal Pressen (Intervalle: 5 Sek. bis 2 Min.). Es legt sich nieder. Nur ein Huf ragt aus der Vulva, der 2. drückt den oberen Rand des Vulvafensters stark gegen den Anus.
— 01.29 2mal Pressen: das Tier legt sich dabei ganz auf die linke Körperseite: der eine Vorderlauf des Kalbes wird bis zum Carpalgelenk ausgetrieben.
— 01.25 5mal Pressen (Intervalle: 5 Sek. bis 60 Sek.). Hierauf ruht das Tier während 7 Min.
— 01.16 2mal Pressen: der 2. Huf löst sich und tritt aus, gleichzeitig wird der Kopf des Kalbes bis zu den Augen ausgetrieben.
— 01.15 Einmal Pressen. Das Tier steht auf, worauf das Kalb wieder zurücksinkt.
— 01.13 Das Tier legt sich nieder und preßt 2mal.
— 01.12 Es steht auf, beleckt die Hufe des Kalbes, preßt, beleckt wieder die Hufe und die Vulva.
— 01.11 Es legt sich nieder. 7mal Pressen (Intervalle: 10 Sek. bis 45 Sek.).
— 01.02 Es steht mit gekrümmtem Rücken, beleckt die Vulva und die Hufe des Kalbes, kontrolliert den Boden und nimmt benetztes Material auf.
— 01.01 Es legt sich nieder. 4mal Pressen (Intervalle: je 5 Sek.).
— 00.58 Einmal Pressen. Das Tier beleckt die Hufe des Kalbes. Es wird vom ♀ B in die Flanke gestoßen, reagiert aber nicht.
— 00.56 Das Tier beleckt die Hufe des Kalbes über den erhobenen rechten Hinterlauf hinweg.
— 00.55 Einmal Pressen. Es beleckt die Hufe des Kalbes.
— 00.54 Es legt sich nieder und preßt einmal.
— 00.52 Es preßt einmal, steht auf und legt sich wieder nieder.
— 00.51 2mal Pressen (Intervall: 25 Sek.).
— 00.49 13mal Pressen (Intervalle: 3 Sek. bis 15 Sek.).
Das Tier steht auf und beleckt die Vulva. Die Geburt ist nicht weiter fortgeschritten.
— 00.46 2mal Pressen. Hierauf legt sich das Tier nieder.
— 00.44 6mal Pressen (Intervalle: 3 Sek. bis 10 Sek.). Das Tier steht auf.
— 00.42 Es beleckt die Vulva und die Hufe des Kalbes.
B tritt herbei und stößt das gebärende Tier an den Hals und in die Flanke. Dieses weicht aus.
— 00.41 Einmal Pressen. Das Tier geht weg und verschwindet hinter einer Bodenwelle.

— 00.37 Einmal Pressen. B und B_K stehen dabei.
— 00.36 Einmal Pressen. B stößt das Tier in die Flanke.
— 00.35 Einmal Pressen. B stößt das Tier an die Brust, es weicht aus, B und B_K folgen.
— 00.34 Abbruch der Beobachtung wegen ungenügender Sicht.

Anschrift des Verfassers: Erwin Meier, Zoolog. Institut und Museum der Universität Zürich, Birchstraße 95, CH - 8050 Zürich

The ovary of the Hartebeest *Alcelaphus buselaphus cokii,* Günther

By F. I. B. Kayanja and M. R. Stanley Price

Receipt of Ms. 25. 11. 1972

In view of current interest in the interaction between domestic stock and wild animals on East African rangeland, and the possible exploitation of the latter, it is clearly desirable to obtain as much information as possible about the species concerned. An investigation of reproduction is especially relevant when different species of antelope occurring in the same area may show considerable differences (Kayanja 1969, 1972; Kayanja and Gombe 1973).

The ovarian material used in this study was obtained from animals collected regularly for a study of the feeding ecology of the species. All animals were collected from the Athi Plains, an area of about 2,000 square km lying to the south of Nairobi in Southern Kenya, at a mean altitude of 1,870 m above sea level.

The hartebeest breeds throughout the year but, as observed in this study, the incidence of births was strongly related to the rainfall at the time of conception. The ecological implications of this seasonality and the effect of nutrition will be discussed elsewhere (Stanley Price 1973).

Materials and methods

The ovaries were fixed in Bouin's fluid and the paraffin wax sections stained with haematoxylin and eosin, Goldner, Azan, the Gomori method for reticular fibres and the PAS reaction. The diameter of follicles and oocytes were measured. Using the protein binding method the plasma progesterone content was estimated in two hartebeest carrying foetuses 35 cm and 44 cm crown rump length; but having no corpus luteum in either of the ovaries.

Observations

On the average the ovary of the hartebeest weighed 1.5 g and measured 1.8 cm × 1.0 cm × 1.5 cm in length, thickness and height respectively (Fig. 1). The ovaries were found in the sublumbar region of the abdomen close to the pelvic inlet in the fully grown hartebeest. The mesosalpinx formed an incomplete curtain over the lateral surface of the ovary. The bursa ovarica was therefore, poorly developed.

The ovarian surface was smooth except when large tertiary follicles or a corpus luteum were present and formed bulges along the surface. The germinal epithelium

Z. Säugetierkunde 38 (1973) 373—378

ISSN 0044—3468/ASTM-Coden ZSAEA 7



Fig. 1. The left ovary and uterus of the hartebeest. x 0.85

was, in most cases, composed of an attenuated simple squamous like layer of cells sitting on a basal lamina. The tunica albuginea beneath the germinal epithelium was well developed and contributed to the smooth contour of the ovarian surface (Fig. 2). The ovarian tissue was divided into an outer zona parenchymatosa and a smaller but obvious central zona vasculosa. Many muscular arteries and veins with valves were present in the ovarian medulla.

Oogenesis and follicular development: The smallest oocytes measured 20μm in diameter and were often surrounded by an attenuated epithelial envelope to form primordial follicles. The epithelial envelope became stratified when the oocyte measured about 45 μm and the follicle 90 μm in diameter. The zona pellucida was usually obvious at this stage. The antrum was developed when the oocyte measured just over 90 μm an the follicle was about 300 μm in diameter.

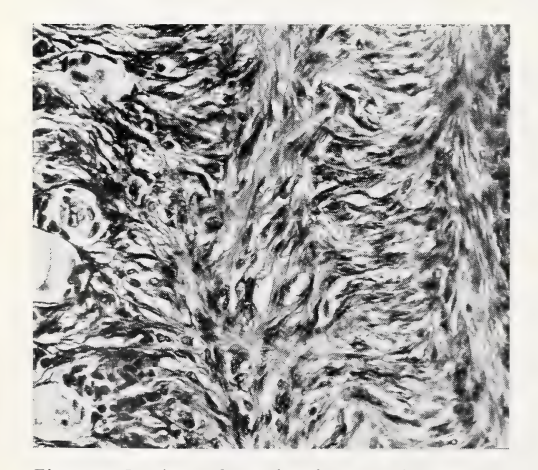


Fig. 2. Section through the ovarian cortex showing the germinal epithelium and tunica albuginea. H and E, x 125

Thecal cones projecting towards the ovarian surface, similar to those described by HARRISON (1948) in the goat and by KAYANJA (1969) in the impala, were also found on some follicles of the hartebeest measuring about 300 μm in diameter. The theca interna was best developed in the large tertiary follicles at about oestrus.

Even at this time, the theca interna was not as well developed as in the goat and impala.

The relative growth rate of follicle and oocyte was examined and found to be biphasic as shown in Fig. 3. The regression lines were calculated from the following formulae:

1. $y = 25.2 + 0.23x$ where y is the diameter of the oocyte in μm and x is the diameter of the follicle between 50 and 300 μm
2. $y = 90.0 + 0.011x$ where y ist the diameter of the oocyte in μm and x is the diameter of the follicle between 300 and 1,000 μm.

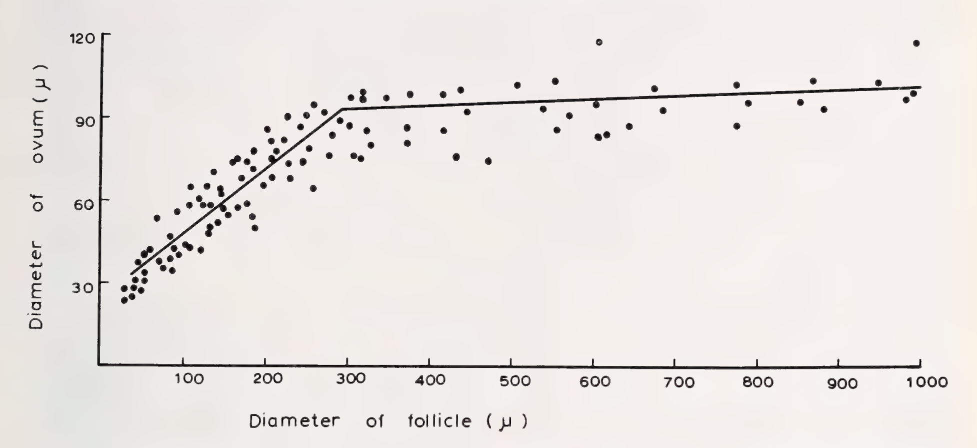


Fig. 3. The relationship between the growth of ovum and follicle in the hartebeest. (See text for the formulae of regression lines)

Follicular atresia: This process through which follicles of all types were destroyed was apparent even in the ovaries of sub-adult hartebeest (Fig. 4). In such ovaries many atretic tertiary follicles were present. There was also marked atresia of tertiary follicles at estrus and during early pregnancy. Folding of the membrana granulosa and its invasion by a richly vascularised theca interna was commonly seen (Figs. 5 and 6). In some atretic tertiary follicles the membrana granulosa showed focal thickening (Figs. 7 and 8). Loss of the granulosa cells by sloughing to produce cystic follicles was often observed in the hartebeest.

The ovarian reticular fibres: As recorded by Petry (1950) in the human ovary, the course of the reticular fibre networks within the zona vasculosa conformed with the arrangement of the connective tissue accompanying the tunica adventitia of the blood vessels in the hartebeest ovary. Within the zona parenchymatosa, the fibres interweaved to form networks in wich the follicles were lodged. Most of the reticular fibres

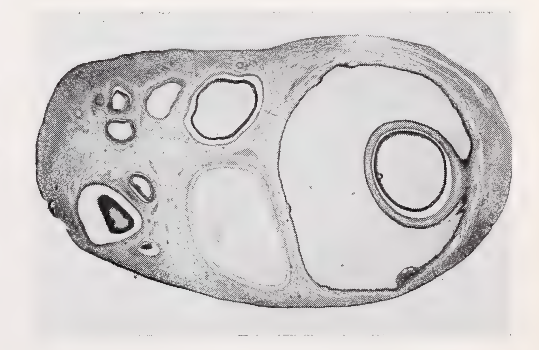


Fig. 4. Section through the ovary of a sub-adult hartebeest. Note the atretic follicles and especially the small tertiary follicle invaginated into a larger cystic follicle. H and E, x4

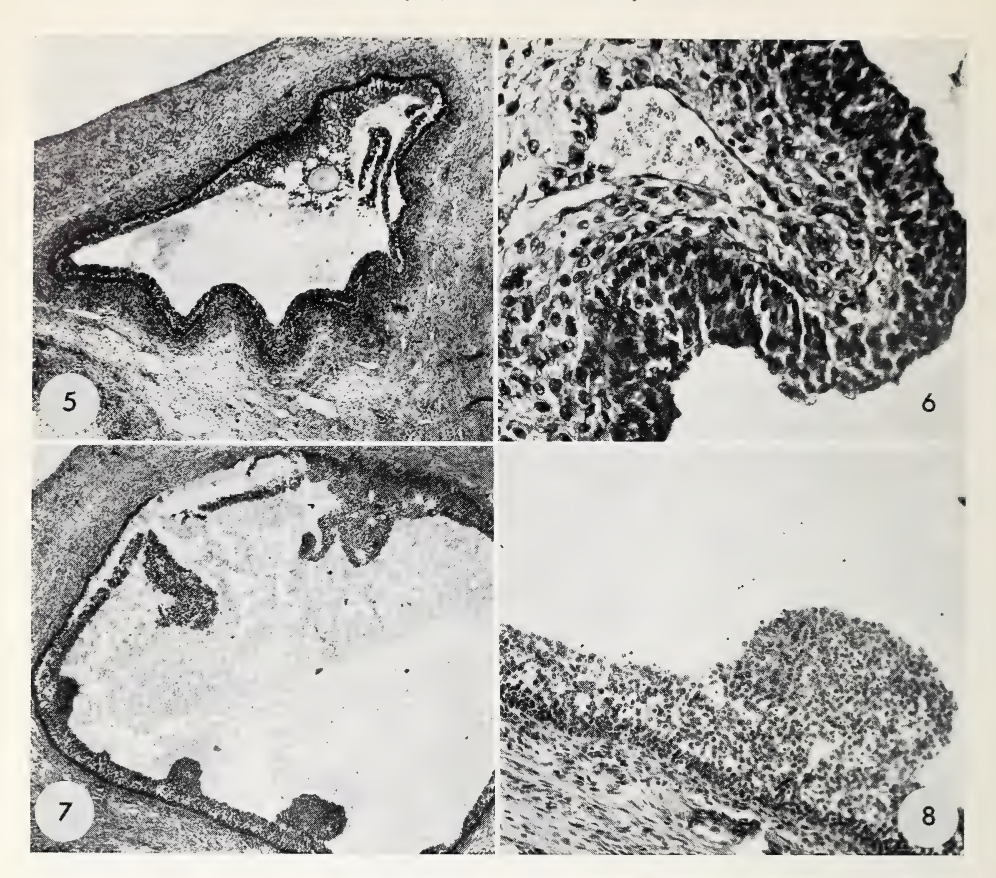


Fig. 5. Section through the ovarian certex showing an atretic tertiary follicle. Note the folded wall. H and E, x 25 — *Fig. 6.* Section through the folded wall of an atretic tertiary follicle. Note the vascularised theca interna which invades the membrana granulosa. H and E, x 150 — *Fig. 7.* Section through a tertiary follicle showing signs of atresia. Note the focal thickening of the membrana granulosa. H and E, x 25 — *Fig. 8.* Section through the wall of an atretic tertiary follicle focal thickening. H and E, x 70

were arranged at right angle to the ovarian surface. As they approached the tunica albuginea, the fibres fanned out to run parallel to the ovarian surface. Similar observation were recorded in the impala (Kayanja 1972).

The corpus luteum: Unlike the impala (Kayanja 1969) the corpus luteum of the hartebeest does not persist to the end of the gestation period. In pregnant hartebeest collected when carrying a foetus over 30 cm crown-rump length, there was no corpus luteum in either overy. The plasma progesterone content was estimated at 11.90 ng/ml in the hartebeest carrying a 44 cm foetus. The animal carrying a 35 cm foetus had a plasma progesterone content of 13.20 ng/ml.

The gland was rapidly established and the luteal cells grew to about 30 μ in diameter. They contained glycogen in early pregnancy. The fully grown luteal cells contained diastase-resistant PAS – positive granules located near the nucleus. Fewer granules were seen in the hartebeest than in the impala (Kayanja 1972). The polygonal luteal cells were surrounded by variable extracellular spaces in which many small capillaries and sinusoidal vessels were identified. The corpus albicans was associated with many muscular arteries (Fig. 9.)

Discussion

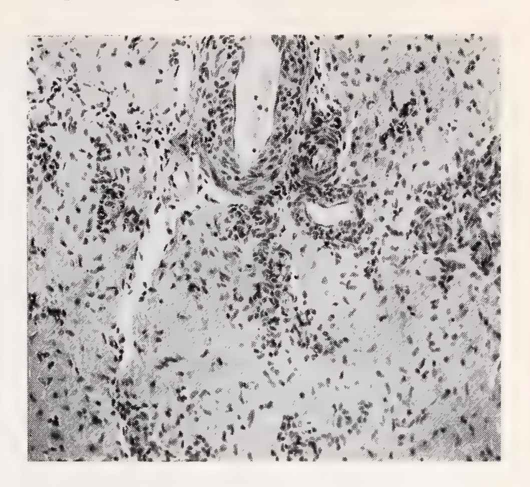


Fig. 9. Section through a corpus albicans. H and E, x70

The ovary of the hartebeest structurally resembles that of the domestic ruminants and that of the impala (Kayanja 1972). There appears to be a wave of follicular atresia in the hartebeest shortly before puberty.

Petry (1950) observed that the reticular fibres of the zona vasculosa and those of the zona parenchymatosa formed different arrangements. Similar results were recorded in the impala (Kayanja 1972), in the giraffe (Kayanja and Blankenship 1973) and in the Thomson's gazelle (Masake 1972). It is likely that these arrangements also recorded in the hartebeest are widely spread in many mammalian species.

In this investigation all pregnant hartebeest carried one foetus found in the right uterine horn. Kayanja (1969) reported that ovulation occurred at random between the left and right ovary in the impala although implantation occurred only in the right uterine horn. Masake (1972) recorded similar findings in the Thomson's gazelle.

The corpus luteum forms rapidly in the hartebeest but disappears probably at the end of the first third of pregnancy. This species, the Thomson's gazelle (Masake 1972) an the Grants gazelle (Kayanja and Gombe 1973), form an interesting group of wild ungulates in which the corpus luteum does not persist throughout pregnancy. It seems likely that another source probably the placenta takes over the function of the corpus luteum and provides the progesterone necessary to maintain the pregnancy.

Acknowledgements

We are indebted to the Kenya Game Department for making this project possible. We are grateful to Miss Jasmail Jhite and Mr. E. Njogu for technical assistance. We are thankful to Dr. S. Gombe for his assistance in the progesterone estimations.

Summary

The ovary of the hartebeest was investigated using histological techniques. The corpus luteum degenerates before the end of pregnancy. Considerable quantities of progesterone are present in the serum indicating that another source of this hormone takes over when the ovary no longer contains a corpus luteum.

Zusammenfassung

Das Ovar des Hartebeest Alcelaphus buselaphus cokkii, Günther

Das Ovar des Hartebeest wurde unter Verwendung histologischer Techniken untersucht. Das Corpus luteum degeneriert vor Beendigung der Trächtigkeit.

Beträchtlicher Progesterongehalt des Serums weist darauf hin, daß dieses Hormon anderenorts gebildet wird, wenn im Ovar kein Corpus luteum mehr vorhanden ist.

References

Harrison, R. J. (1948): The changes occurring in the ovary of the goat during the estrous cycle and in early pregnancy. J. Anat. Lond. **82**, 21.
Kayanja, F. I. B. (1969): The ovary of the impala, *Aepyceros melampus* (Lichtenstein, 1912). J. Reprod. Fert., Suppl. 6, 311.
Kayanja, F. I. B. (1972): Reproduction in antelopes. Reproduction in the female impala, *Aepyceros melampus* (Lichtenstein, 1912) East African Monographs in Biology, T. R. Odhiambo (ed.). Nairobi: E. A. Lit. Bureau.
Kayanja, F. I. B.; Blankenship, L. (1973): The ovary of the giraffe, *Giraffa camelopardalis.* J. Reprod. Fert. **34**, 305—313.
Kayanja F. I. B.; Gombe, S. (1973): Relation between fine structure and function of the Corpus luteum of wild ruminants. Zbl. Vet. Med. Reihe C (in press).
Masake, R. (1972): The macroscopic and microscopic functional anatomy of the ovary of the Thomson's gazelle. M. Sc. Thesis. Univ. of Nairobi, E. A.
Petry, G. (1950): Die Konstruktion des Eierstockbindegewebes und dessen Bedeutung für den ovariellen Zyklus. Z. Zellforsch. **35**, 1.
Stanley Price, M. R. (1973): Ph. D. Thesis, University of Oxford.

Authors' address: Prof. Dr. F. I. B. Kayanja, Dept. of Veterinary Anatomy and Histology, Makerere University, Kampala, P. O. Box 7062, Kampala, Uganda, E. A.; Dr. M. R. Stanley Price, Dept. of Zoology, Parks Road, Oxford, England.

BUCHBESPRECHUNGEN

Kay, J.: **Insel der goldenen Löwen.** Die dramatische Begründung eines stammeseigenen Wildschutzgebietes in Botswana. Hamburg und Berlin: Paul Parey Verlag 1972. 197 S., 1 Karte, 8 Bildtaf., 17 Abb. 28,— DM.

Aufgewachsen in Rhodesien, mit starken zoologischen Ambitionen und mit ebenso liebevoller und feinsinniger wie sachkundiger Beobachtungsgabe für Tiere, Landschaft und Menschen ihrer Umgebung, berichtet die Autorin mit Temperament und Humor über ihre Erlebnisse in Südostafrika, insbesondere aber über ihres Mannes Mühen gegen die vielfältigen üblichen Widerstände, in den Okawangosümpfen ein Wildschutzgebiet zu gründen, die schließlich erfolgreich enden. Ihre Tierbeobachtungen und Beschreibungen ihrer Erlebnisse mit Tieren sind auch für den Säugetierzoologen interessant und wertvoll. Ihre Darstellungskraft menschlicher Schicksale dokumentiert die schriftstellerische Begabung der Autorin. Ein spannend geschriebenes, empfehlenswertes Afrika-Tierbuch der besten Art.

L. Dittrich, Hannover

Gibbon and Siamang. Vol. 1. Evolution, Ecology, Behavior and Captive Maintenance. Ed.: D. M. Rumbangh. Basel: S. Karger AG 1972. 263 S., 83 Abb., 33 Tab., 120,— DM.

Nachdem die durch G. Bourne beim gleichen Verlag herausgegebene mehrbändige Serie über den Schimpansen jetzt abgeschlossen vorliegt, beginnt mit diesem Band eine entsprechende Reihe über die Hylobatidae zu erscheinen. Der erste Band bringt eine sehr nützliche umfassende Monographie über Systematik und stammesgeschichtliche Beziehungen der rezenten Formen zueinander (89 S.) von C. P. Groves. Außer den üblichen systematisch verwerteten Merkmalen werden Anatomie, Verhalten, Karyologie und Serologie berücksichtigt. Die Hylobatinae werden als Subfamilie in den Pongidae belassen. Drei Subgenera werden unterschieden a. *Nomascus* (Miller, 1933) mit *H. concolor,* incl. *leucogenys.* b. *Symphalangus* und c. *Hylobates* mit *H. klosii, hoolock, pileatus, lar.* Chiarelli stellt die Daten über den Karyo-

typus zusammen und hebt nochmal seine kaum haltbare Auffassung, daß zwischen Hylobatidae und Colobidae engere Beziehungen bestehen sollen, hervor. Diese Ansicht stützt sich ausschließlich auf die Bewertung plesiomorpher Merkmale. CHIVERS hat einen auf eigenen Beobachtungen beruhenden Bericht über Gibbon und Siamang (Ökologie und Verhalten) auf der malayischen Halbinsel, der von großem Wert ist, beigesteuert. Die stark spezialisierten Hände und Füße der Hylobatidae bearbeitet unter Berücksichtigung funktioneller und biologischer Fragestellungen TUTTLE (Morphologie, Muskeln, Lebensbeobachtungen, Hand- und Fußgebrauch). Die Ableitung von quadrupeden Ahnen mit gleichlangen Armen und Beinen und mit Greifhänden wird als Ausgangstyp der spezialisierten Hangeler wahrscheinlich gemacht. Ein Beitrag von KELLING und MCCLURE bringt Angaben über Haltung und Ernährung in Gefangenschaft und sammelt die vorliegenden Daten zur Pathologie der Hylobatidae. Ein kurzer Beitrag von E. HAHN über Gibbonhaltung im Hause beschließt der Band.

Der ausgezeichnet ausgestattete Band zeigt, daß die neue Serie von größtem Nutzen sein wird und die Herausgeber und Bearbeiter zu ihrer Leistung beglückwünscht werden können. Der Referent möchte nur hoffen, daß die Veröffentlichung nicht dazu beitragen möge, daß Gibbons mehr und mehr als medizinische Versuchstiere herangezogen werden.

D. STARCK, Frankfurt a. M.

KORTLANDT, A.: **New Perspectives on Ape and Human Evolution.** Stichting voor Psychobiologie. Amsterdam 1972. 100 S. 15,– DM.

Der Verfasser dieses höchst interessanten Buches verfügt über langjährige Erfahrungen in der Beobachtung von Schimpansen im natürlichen Biotop und im Zoo. In dieser zusammenfassenden Darstellung wird der Versuch gemacht, die Ergebnisse der eigenen Forschungen mit Resultaten der Biogeographie, Morphologie, Palaeontologie und Biochemie zu einer Synthese zusammenzufassen. Der Verfasser geht von ERNST MAYR's Feststellung aus, daß bei allen höheren Tieren die Artbildung auf dem Wege der geographischen Speciation erfolgt. Die originelle und meist überzeugende Argumentation kann hier nicht im einzelnen besprochen werden. Folgende Ergebnisse seien hervorgehoben. Afrikanische Menschenaffen und Mensch haben einen gemeinsamen semi-terrestrischen, semi-arboricolen Ahnen, der im mittleren und späten Miozän in Afrika südlich der Sahara im offenen Wald-Savannenland lebte. Die folgende Spaltung in die Linien *Pan-Gorilla* und Mensch hängt ursächlich zusammen mit der Bildung der großen geographischen Barrieren (Niger-Benue und Nil-Rift Valley-Sambesi). Der Orang hatte sich wesentlich früher abgespalten, als der Wald noch nicht aufgebrochen war. Die gefundenen Deutungen aus Zoogeographie und Palaeoökologie lassen sich gut mit den biochemischen Daten in Einklang bringen, wenn man statt absoluter Jahreszahlen die Zahl der Generationen einführt. Als gemeinsamer Ahne kommt am ehesten *Dryopithecus (Proconsul) africanus* in Frage. Die Abspaltung der afrikan. Menschenaffen von der homininen Stammeslinie wird auf 12—15 Millionen Jahre zurückverlegt (Orang 22—25 Millionen Jahre, Gibbon 28—32 Millionen Jahre).

Ramapithecus kann nicht in die direkte Stammeslinie zum Menschen gestellt werden; er geht vermutlich auf eine eigene Dryopithecinenlinie (15—18 Millionen Jahre) zurück und hat vielleicht ein Bildungszentrum auf der arabischen Halbinsel besessen.

Die Aufspaltung der Australopithecinen in A- und P-Formen entspricht einer Differenzierung in eine progressive, gracile Reihe mit progressiver Hirnentfaltung (*Australopithecus* i. e. S.), die zum Jagen auf lebende Beute und Werkzeuggebrauch überging und die hochspezialisierte aber einseitige *Paranthropus*gruppe (Wurzel- und Samen-Fresser). *Paranthropus* lebte wahrscheinlich im Waldbiotop. Beide Linien zeigen manche Konvergenzen und haben für 3—4 Millionen Jahre weitgehend sympatrisch existiert bis die P-Formen eliminiert wurden. Die Ramapithecinen zeigen einen eigenen Entwicklungsweg (biphyletic humanization) in Richtung auf das humanoide Stadium.

Das Buch fordert sicher manchen Widerspruch heraus. Es zeichnet sich durch Weite des Überblicks und originelle Ideen aus und muß von jedem, der sich für Fragen der menschlichen Stammesgeschichte interessiert, berücksichtigt werden. D. STARCK, Frankfurt a. M.

JOHANSSON, B. W., SENTURIA, J. B.: **Seasonal variations in the physiology and biochemistry of the european hedgehog *(Erinaceus europaeus)* including comparisons with non-hibernators, guinea-pig and man.** Acta Physiol. Scand. Suppl. 380 (1972).

Dieser vielseitigen Arbeit liegen vergleichende Untersuchungen relevanter Parameter im Jahreszyklus eines Winterschläfers, am Beispiel des Igels (*Erinaceus europaeus*), zu-

grunde, die durch simultan durchgeführte Untersuchungen an Nichtwinterschläfern ergänzt werden.

Untersucht werden u. a.: Fettstoffwechsel, Kohlenhydratstoffwechsel, Stickstoffwechsel, Dehydrogenasen, Katecholamine, Blut, Körper-, Organgewichte, insbesondere deren Beziehungen zum Jahresrhythmus der Winterschläfer. Zum Vergleich werden Befunde von Nichtwinterschläfern, dem Meerschweinchen *(Cavia porcellus)* und dem Menschen *(Homo sapiens)*, herangezogen. Bei Überprüfung der Beziehung zwischen den vornehmlich biochemischen und cytochemischen Befunden der untersuchten Gruppen ergeben sich zwischen den einzelnen Parametern Unterschiede. Diese werden darüber hinaus als Ausdruck verschiedener stoffwechselphysiologischer Adaptation der einzelnen Gruppen an jahreszeitliche Schwankungen wie Temperatur, Photoperiodik, Ernährung und Fortpflanzung gedeutet.

Es handelt sich um ein von einigen Arbeitsgruppen zusammengestelltes umfassendes Werk mit einer Reihe graphischer Darstellungen, Abbildungen und Tabellen sowie einem ausführlichen Literaturverzeichnis. Für den Biologen mutet allerdings die Einbeziehung des Menschen zu den Nichtwinterschläfern im Vergleich zu den Winterschläfern sonderlich an.

I. Sauerbier, Hannover

Eisentraut, M.: **Die Wirbeltierfauna von Fernando Poo und Westkamerun.** Bonner Zool. Monographien 3, 1973. 428 S., 45,— DM.

Die eingehenden, über viele Jahre sich erstreckenden und umfangreichen Untersuchungen Eisentraut's an den Wirbeltierfaunen Westkameruns und der Insel Fernando Poo haben in dem vorliegenden Werk einen krönenden Abschluß gefunden. Das Anliegen des Autors besteht nicht allein darin, eine möglichst vollzählige Artenliste vorzulegen, sondern auch vor allem jene kausalen Zusammenhänge und historischen Entwicklungsvorgänge zu durchleuchten, die zur heutigen Faunenzusammensetzung geführt haben. So gliedert sich das Buch in zahlreiche Abschnitte. Nach einem allgemeinen Überblick über das Untersuchungsgebiet und die Erforschungsgeschichte der Wirbeltierfauna werden im systematischen Teil 148 Säugetierarten und 439 Vogelarten vorgestellt, wobei besonders auch dem Rassenproblem Beachtung geschenkt wird. Grundlage der oft sehr ausführlichen Erörterungen sind umfangreiche Balg- und Schädelkollektionen, die der Verfasser auf Sammelreisen zusammengetragen hat, die ihn wiederholt nach Westafrika geführt haben. Die herpetologische Ausbeute wurde von Mertens, das Fischmaterial von Thys bearbeitet. In einem dritten Abschnitt wird der Versuch unternommen, aus der Fülle von Einzeltatsachen und -beobachtungen unter Berücksichtigung auch zahlreicher ökologischer Faktoren und der pleistozänen Klimaschwankungen ein Gesamtbild von der Entstehung der gegenwärtigen Fauna zu entwerfen. Noch sind aber zahlreiche Fragen offengeblieben, insbesondere bedürfen die Kleinsäuger weiterer Studien, und so bietet sich auch künftiger Säugetierforschung in Westafrika ein weites Feld an. Das hier vorliegende Werk von Eisentraut wird dabei zusammen mit dem schon 1963 erschienenen Buch über die Wirbeltiere des Kamerungebirges unentbehrliche Richtschnur und Grundlage sein. Es gehört zu den ganz wenigen fundierten Standardwerken, die es bislang über afrikanische Regionalfaunen gibt.

H. Reichstein, Kiel

Churcher, C S.: **Late Pleistocene Vertebrates from archaeological Sites in the Plain of Kom Ombo, Upper Egypt.** Life Sciences Contribution, Royal Ontario Museum Number 82, 172 S. pp. Toronto 1972. Preis $ 10,—.

Bei Ausgrabungen an prähistorischen Wohnplätzen in der Steppe von Kom Ombo im Niltal in Oberägypten wurden umfangreiche Knochenreste von Wirbeltieren freigelegt, die zeitlich zwischen 1500 und 10 000 v. Chr. einzustufen sind. Unter den Fragmenten haben sich 40 verschiedene Arten nachweisen lassen, und zwar 3 Fischarten, 1 Reptilienart, 22 Vogel- und 14 Säugetierarten. Die einzelnen Funde werden im systematischen Teil auf 102 Seiten ausführlich besprochen, die Meßergebnisse sind in zahlreichen Tabellen festgehalten, Strichzeichnungen und Fotografien im Text eingestreut. Den Abschluß dieser nicht nur aus tiergeographischer Sicht wichtigen Arbeit bildet ein Vergleich mit anderen prähistorischen Faunen aus Nordafrika und Vorderasien. Die Funde aus der Steppe von Kom Ombo lassen vermuten, daß das Niltal früher feuchter war, da zahlreiche Fauenelemente auf die Existenz von Uferwäldern, Sümpfen und Buschsavannen hinweisen, die es heute dort nicht mehr gibt. Für die Domestikationsforschung hat der Hinweis Bedeutung, daß ein Unterkieferfragment als möglicher Haushundrest angesprochen wird; vermutlich handelt es sich um den Rest eines Schakals. Auch die Vermutung, daß sich unter den Bruchstücken von *Bos primigenius* solche vom Hausrind befinden, wird man zurückzuweisen haben.

H. Reichstein, Kiel

Romer, A. S.: **Vergleichende Anatomie der Wirbeltiere.** 3. neubearb. Aufl., übersetzt und bearbeitet von Hans Frick. Hamburg - Berlin: Parey 1971. XVI, 530 S., 415 z. T. farb. Abb., Ln. 68,– DM.

Vier Jahre nach der 2. Auflage erschien bereits die 3. Auflage dieses für Studenten der Biologie wie der Medizin gleichermaßen wichtigen Einführungswerkes. Kennzeichnend für dieses Buch sind 1. gute und zweckentsprechende Abbildungen (in dieser Auflage nicht nur vermehrt, sondern auch in größerem Umfange farbig angelegt), 2. die wirklich vergleichende Betrachtung, die ohne eine umfangreiche Berücksichtigung der Paläontologie nicht auskommen kann, 3. die Einbeziehung der Mikroskopischen Anatomie und 4. die funktionsgerechte und die entwicklungsgeschichtliche Betrachtungsweise des Stoffes. Man kann sagen, daß es dem Verfasser gelungen ist, diese Wunschvorstellungen von einem Lehrbuch der Vergleichenden Anatomie zu verwirklichen.

Die 3. deutschsprachige Ausgabe lehnt sich in stärkerem Maße an die ausführliche Fassung von „The Vertebrate Body" an, die 1970 in der 4. Auflage erschien. Forschungsergebnisse der letzten Jahre fanden ihren Niederschlag nicht nur im erweiterten Literaturverzeichnis (554 Zitate), sondern auch in einer wesentlichen Ergänzung und Überarbeitung einiger Kapitel und der „Übersicht über das System der Chordaten". W. Schultz, Kiel

Rietschel-Kluge, Roswitha: **Säugetiere in Farben.** 172 wildlebende Säugetiere Europas. Ausgew. von L. Lyneborg, Farbtaf. von H. Anthon. Ravensburg: Otto Maier 1972. 212 S., 19,80 DM.

Mit der Herausgabe des vorliegenden Buches über Säugetiere Europas hat der Otto Maier Verlag in Ravensburg seine Reihe „Naturbücher in Farben" um ein weiteres allgemein verständlich gehaltenes Werk ergänzt. Sein Erscheinen ist um so mehr zu begrüßen, als bislang Säugetiere im Vergleich etwa mit Vögeln, Schmetterlingen und Käfern immer stiefmütterlich behandelt worden sind. Das Buch, das sich an einen breiten Leserkreis wendet und in der dänischen Originalausgabe „Pattedyr y farver" heißt, hält mehr, als es im Titel verspricht: Es werden nicht nur 148 in Europa vorkommende Arten in Farb- oder Schwarz-Weiß-Bildern dargestellt, diese und 24 weitere zum Teil ausführlich im Text behandelt. Die von Henning Anthon angefertigten Farbabbildungen, auch die der Kleinsäuger, verraten den Könner; sie sind ausgezeichnet gelungen, so daß eine Bestimmung der einen oder anderen Art allein auf Grund des Bildes möglich erscheint. Ob dies auch bei Wühlmäusen mit Hilfe der abgebildeten Kauflächenmuster der Backenzähne möglich ist, muß angezweifelt werden; hier gibt es Besseres. Die textliche Darstellung ist in erfreulichem Maße knapp und sachlich gehalten, verwässernde Histörchen fehlen ganz. Erwähnt werden neben den körperlichen Merkmalen und der Verbreitung vor allem Lebensraum und Lebensweise, wobei zu erkennen ist, daß alle Informationen auf neuerer zusammenfassender Säugetierliteratur basieren, die am Ende aufgeführt wird. Eine alphabethisch geordnete Artenliste beschließt den Band, der nicht nur dem interessierten Laien, sondern auch dem Biologiestudenten wärmsten empfohlen werden kann.

H. Reichstein, Kiel

Delezol, T.: **Delphine — Menschen des Meeres.** Wien, Heidelberg: Überreuther 1973. 104 S., 8 farb. Bilds., 11 Zeichn., Ln. 12,80 DM.

Über Delphine sind in letzter Zeit eine Reihe allgemeinverständlicher Bücher erschienen, denen Dolezol als Wissenschaftsjournalist ein weiteres hinzufügt, gedacht für Jungen und Mädchen ab 12.

Obwohl der Verfasser teilweise die Extreme in den Vorstellungen der Wissenschaftler über die anatomischen Strukturen und physiologischen Leistungen gegenüberstellt, neigt er sehr dazu, die Delphine — wie der Untertitel des Buches bereits andeutet — als „Menschen des Meeres" zu betrachten, von höherem Rang als die Australopithecinen. Woraus zu folgern wäre — wie er schreibt —, daß wir kein Recht haben, die Delphine zu den Tieren zu rechnen. „Wenn Delphine aber keine Tiere sind, dann hätten sich auf der Erde zwei intelligente Arten entwickelt — eine auf dem Land und eine im Wasser." Nur sei der Mensch leider noch nicht, oder auf Grund seiner begrenzten Vorstellungskraft nicht in der Lage, die Sprache dieser Menschen des Meeres zu verstehen. W. Schultz, Kiel

Mörzer Bruyns, W. F. J.: **Field guide of whales and dolphins.** Amsterdam 1971.

Diesem ausgezeichneten Bestimmungs- und Nachschlagebuch merkt man an, daß es von einem Praktiker geschrieben wurde (Mörzer Bruyns ist Kapitän der holländischen Handels-

marine). Es enthält sehr gute schwarz-weiße bzw. farbige Abbildungen aller Walarten, genaue Verbreitungskarten, auf denen auch für die selteneren Arten die einzelnen Fundorte eingetragen sind. Der Text enthält die Artnamen (inkl. der wichtigsten Synonyma), Angaben über das Verbreitungsgebiet mit einigen ökologischen Daten (Temperatur), Maße und Gewichte, Farbvariationen, Gebiß und Barten (Anzahl und Variationen), aber auch — und das macht das Buch besonders wertvoll — Daten zur Biologie der Tiere: Auftauchfrequenz, Tiefe des Tauchens, Art und Weise des Auftauchens, Geschwindigkeit, Sozialverhalten, Fortpflanzung. Schließlich wird darüber berichtet, wann, wo und in welchem Umfang die Arten gejagt wurden und werden bzw. wann und wo Strandungen bekannt geworden sind. Einige kurze Kapitel über die Wale, den Walfang und Schutzmaßnahmen zur Erhaltung der Wale sowie Bestimmungstabellen vervollständigen dieses Buch, das allen Zoologen und „Seefahrenden", die an der Beobachtung von Walen, Delphinen, Tümmlern interessiert sind, sehr empfohlen werden kann.

W. Schultz, Kiel

Rensch, B.: **Gedächtnis, Begriffsbildung und Planhandlungen bei Tieren.** Hamburg u. Berlin: Parey, 1973. 274 S., 132 Abb., 23 Tab. Balacron brosch. 55–, DM.

Der Autor gibt eine zusammenfassende Darstellung des heutigen Wissensstandes über die Thematik dieses Buches. Insbesondere werden die Arbeiten seiner Münsteraner Schule angeführt. Neben dem Anliegen, sein Lebenswerk aufzuzeigen, geht es Rensch im wesentlichen um die Hauptfragestellung der Tierpsychologie. Deshalb ist ihm die Klärung der Frage wichtig, zu welcher Hirnleistung Tierarten niederer Organisationsstufen fähig und ob und wieweit Vorstufen menschlicher Abstraktions- und Generalisationsfähigket feststellbar sind. Insbesondere ist von Interesse, ob höhere Tiere zu Urteilen und Schlüssen befähigt sind.

Die Abhandlung ist in mehrere Kapitel gegliedert und beginnt mit Vorstellungen. Darstellungen von Versuchen an Evertebraten und Vertebraten und Interpretation der Versuchsergebnisse zum Thema Lernvorgang und Gedächtnis. Die Experimente zur Ermittlung von Lernfähigkeit und Lernkapazität haben hauptsächlich optische Dressuren zur Grundlage. Versuche mit Hühnern und Karpfen ergaben z. B., daß sehr junge Tiere in der Regel schneller Farbformunterscheidungen erlernen, die Gedächtnisdauer ist demgegenüber aber geringer als bei älteren langsamer lernenden Individuen. Ähnlich zeigen sich bei Säugetieren und nestflüchtenden Vogelarten bereits kurz nach der Geburt einsetzende Lernprozesse. Auch hier sinkt die Lernfähigkeit mit zunehmendem Alter sukzessive ab. Die Gedächtnisdauer ist bei Evertebraten je nach Organisationsstufe auf wenige Tage oder Wochen beschränkt, bei Wirbeltieren kann sie sich aber sowohl für visuell als auch für auditativ und haptisch Erlerntes über viele Monate oder einige Jahre erstrecken.

Auch physiologische Grundlagen der Gedächtnisspuren werden erörtert. Die Zeitabhängigkeit einer Engrammierung wird durch die Unterscheidung von Kurzzeitgedächtnis und Langzeitgedächtnis hervorgehoben. Engrammierungen können in ihrer ersten Phase durch Elektroschocks zerstört werden, bei konsolidierten Engrammen gelingt dieses jedoch nicht mehr. Die Konsolidierungsphase reicht bei Säugetieren von vielen Stunden bis zu 2—3 Tagen. Das Kurzzeitgedächtnis geht in ein Langzeitgedächtnis über.

Weitere Hauptkapitel des Buches sind: Abstraktion und Generalisation, Willenshandlungen, komplizierte Planhandlungen und „Einsicht", die Bedeutung von Neugierverhalten und „Phantasie" für die Hirnleistungen höherer Tiere, Probleme der Psychogenese und schließlich Gleichheiten und Unterschiede tierischer und menschlicher Hirnleistungen. Dieses Buch kann seinem zusammenfassenden Charakter entsprechend grundsätzlich jedem interessierten Laien und Zoologen gleichermaßen empfohlen werden. Darüber hinaus dürfte es aber von besonderem Interesse sein, für Tierpsychologen und Hirnanatomen, aber auch für Humanpsychologen, Pädagogen und Soziologen.

D. Kruska, Hannover

Marler, P. R.; Hamilton, W. J.: **Tierisches Verhalten.** Übers. von B. Flad-Schnorrenberg. München: BLV 1972. Aus der Reihe ‚Moderne Biologie'. 706 S., 277 Abb., 84,– DM.

Mit der vorliegenden Übersetzung von „Mechanisms of Animal Behavior" ist ein wichtiges Lehrbuch der Ethologie nun auch in deutscher Sprache erhältlich. Das Buch ist aus Vorlesungen und Seminaren hervorgegangen, die am Department of Zoology an der Universität von California in Berkeley abgehalten wurden. Es wird der Versuch unternommen, das umfangreiche Material der Verhaltensforschung zu ordnen und an pädagogisch geeigneten Beispielen zu erläutern. Die Gesetzmäßigkeiten im Aufbau des Verhaltens und die historischen Entwicklungen dieses relativ jungen Wissenschaftszweiges werden in Kap. 1 behandelt. Es ist nicht die Absicht, der Autoren, die Streitfrage, ob tierisches Verhalten vorwiegend endogen oder exogen

bedingt sei, neu aufzuwerfen. Vielmehr wollen sie das Wechselspiel dieser Faktoren für die Steuerung und die Entwicklung des Verhaltens darstellen.

Am Beispiel der circadianen Rhythmen (Kap. 2) wird das besonders deutlich gemacht, wird aber auch in den folgenden Kapiteln nie außer acht gelassen. Die Fortpflanzung (u. a. die hormonalen Steuerungsmechanismen), das stoffwechselbedingte Verhalten, Erkundungs-, Kampf-, Konflikt- und Spielverhalten und die Fortbewegung sind Themen der Kap. 3 bis 6. In den Kap. 7 bis 14 werden Bau und Funktion der Sinnesorgane, ihre spezifische Leistungsfähigkeit und ihr Einfluß auf das Verhalten unter besonderer Berücksichtigung der physiologischen Grundlagen besprochen. Die Embryologie und Entwicklung des Verhaltens folgen in den anschließenden Kapiteln. Sehr ausführlich widmen sich die Autoren der Entwicklung motorischer Muster (Kap. 19). Im Schlußkapitel werden praktische und theoretische Grundlagen der Verhaltensforschung erörtert. Es werden wertvolle Hinweise zur Planung und Durchführung von Verhaltensstudien gegeben und Fragen ihrer Analysen behandelt. Jeweils am Kapitelende befinden sich kurze Zusammenfassungen und Schlußfolgerungen zu den behandelten Themen. 277 Abbildungen erleichtern die Orientierung und das Verständnis des Textes. Die physiologischen Aspekte des Verhaltens werden besonders berücksichtigt. Ökologie, Soziologie und Phylogenie kommen dabei etwas zu kurz. Die Wirbeltiere werden nicht bevorzugt behandelt, Beispiele aus dem Bereich der Wirbellosen sind zahlreich.

Die Autoren haben sich mit Erfolg bemüht, dem Titel des Buches gerecht zu werden. Sie haben ein umfassendes Standardwerk der Ethologie verfaßt, das ohne Einschränkung empfohlen werden kann. R. Löhmer, Hannover

Holles Tierenzyklopädie. Hrsg. De Beer, Bouliere, Carlisle, Carthy, Driver, Healey, Wallwork, Whitehead. Baden-Baden: Holle Verlag. Bd. I: 327 S., zahlr. Farbphot. u. Zeichn. 88,– DM (Subskr. 78,–).

Die englische Originalausgabe Elsevier's Animal Encyclopedia von 1972 bildet die Grundlage zu Holles Tier-Enzyclopädie in 6 Bänden. Rund 3000 Stichworte aus den Fachgebieten Biochemie, Embryologie, Ethologie, Genetik, Morphologie, Ökologie, Parasitologie, Physiologie und Systematik sind alphabetisch geordnet und von 205 Wissenschaftlern aus vielen Lehr- und Forschungsstätten der Welt bearbeitet. Der Text ist durch zahlreiche Farbfotos, Zeichnungen, Diagramme und Verbreitungsskizzen eindrucksvoll illustriert. Der vorliegende 1. Band umfaßt Stichworte von A bis Enz, er beginnt mit einer Erläuterung über Aale und endet mit der Erklärung von Enzymen. Bereits aus diesen beiden Stichworten geht hervor, daß es sich um ein Nachschlagewerk für Fachmann und Laien handelt. Auf den Seiten 77 und 78 sind beispielsweise nacheinander folgende Stichworte zu finden: Anolis, Anomocoela, Anomura, Anthropomorphismus, Antilopen, Anus, Apoda, Appendicularia und Appetenzverhalten. Trotz der heute zahlreich angebotenen mehrbändigen faunistischen und systematischen Zoologie-Fachliteratur lohnt die Anschaffung dieser Enzyklopädie, da sie in dieser Form im deutschen Sprachgebiet lange erwünscht war. D. Kruska, Hannover

Phillips, C. J.: **The Dentition of Glossophagine Bats: Development, Morphological Characteristics, Variation, Pathology and Evolution.** University of Kansas, Museum of Natural History, Miscellaneous Publication No. 54, 1971.

Das Gebiß der Säugetiere findet unter den Morphologen, Systematikern, Paläontologen und Zahnmedizinern ein gleichermaßen großes Interesse. Einerseits ist es vielfach als letzter Rest in paläontologischen Funden erhalten, andererseits ist es eine Grundlage für die taxonomische Beurteilung rezenter Säugetiere. Schließlich ist das Verständnis von Anomalien und pathologischen Erscheinungen des Gebisses von Säugetieren und Menschen ohne umfangreiche Analyse an möglichst vielen Säugetiergruppen nicht möglich oder doch sehr erschwert. Die Chiropteren sind in dieser Beziehung bisher etwas stiefmütterlich behandelt worden, obwohl gerade sie in der Variationsbreite ihrer Gebißausformung und ihrer ernährungsbiologischen Vielfalt unter den plazentalen Säugetieren eine besondere Stellung einnehmen. Phillips hat 2400 Exemplare aller 13 Gattungen der Unterfamilie Glossophaginae (Fam. Phyllostomatidae) untersucht. Vertreter dieser Unterfamilie haben als Pollen- und Nektarfresser das Interesse vieler Zoologen gefunden, doch sind auch Arten unter ihnen vertreten, die von Insekten und anderer Fleischnahrung leben. Die umfangreichen morphologischen, embryologischen und pathologischen Befunde ergeben neue Hinweise auf die Verwandtschaftsbeziehungen und Evolutionstendenzen dieser Gruppe. W. Schultz, Kiel

SAINT-GIRONS, M. C.: **Les mammifère de France et du Bènèlux** (Die Säugetiere Frankreichs und der Benelux-Länder). Doin éditeurs 1973. 481 p., 201 fig., Fr. 138.00.

Diesem ansprechenden Buch sind vorangestellt allgemeine Angaben über die Technik der Bearbeitung von Säugetieren, über Jahres- und Tageszyklen, über die Beziehungen zwischen Mensch und Säugetieren sowie über die Faunenmischungen auf französischem Boden. Bei der Erörterung der Arten ist nicht nur Terra typica vermerkt, sondern auch die Zahl der untersuchten Exemplare angegeben. Verbreitungsangaben sind in vielen, leider nicht allen, Fällen durch Übersichtskarten mit Fundorteinzeichnungen sehr anschaulich gemacht. Klare Strichzeichnungen der Schädel vermitteln äußerst lehrreiche Kenntnisse; Strichzeichnungen einiger Lebensformen erscheinen weniger geglückt. In einem systematischen Teil findet man Angaben über die Unterarten mit Bestimmungsschlüsseln und kritischen Bemerkungen. Morphologische Daten werden durch Maßangaben untermauert. Die wichtigsten biologischen Besonderheiten sind ergänzend mitgeteilt. Insgesamt ein vorbildliches Werk. Als kleine Beanstandung: Das beigegebene Bild einer Zwergmaus präsentiert eine solche mit Sicherheit nicht. W. HERRE, Kiel

IHLE, J. E. W.; KAMPEN, P. N. VAN; NIERSTRASZ, H. F.; VERSLUYS, J.: **Vergleichende Anatomie der Wirbeltiere.** 906 S., 987 Abb. Reprint der deutschsprachigen Erstauflage Berlin 1927. Berlin - Heidelberg - New York: Springer-Verlag 1971. 136,— DM.

Freundlicherweise hat der Springer-Verlag dem Wunsch vieler Fachleute entsprochen und nun auch den jüngeren Interessenten einen Klassiker der vergleichenden Anatomie wieder zugänglich gemacht. Dieses Buch war in der letzten Zeit in den Antiquariaten kaum oder nur noch mit viel Glück erhältlich. Die Grundlage des Neudrucks bildet die deutschsprachige Erstauflage von 1927, die von G. C. HIRSCH aus dem Holländischen übersetzt wurde. Besonders bemerkenswert und heute — ein halbes Jahrhundert später — noch zeitgemäß erscheint das Vorwort des Übersetzers: „Es ist ja heute modern, die Vergleichende Anatomie zu belächeln. Aber wie man sich zum logischen Wert ihrer Theorien stellen mag — selbst der Zoophysiologe wird den anatomischen Befund und die Linie der Differenzierung und Reduktion nötig haben, um den Organismus als Ganzes zu begreifen."

Das Buch ist in 13 große Kapitel untergliedert, die jeweils von einem der vier Autoren abgehandelt werden. Nach Einleitung und systematischer Übersicht über die Wirbeltiere folgen die Kapitel: Die Haut, das Skelet, das Muskelsystem, die elektrischen Organe, das Nervensystem, die Sinnesorgane, die Leibeshöhle, die Ernährungsorgane, die Atmungsorgane, das Blutgefäßsystem, das Lymphgefäßsystem, die Urogenitalorgane und die Nebennieren. Am Schluß sind Namen- und Sachverzeichnis angehängt. Die Literaturhinweise sind thematisch geordnet und demzufolge den einzelnen Kapiteln beigefügt.

Insgesamt trotz des etwas hohen Preises eine lohnende Anschaffung. D. KRUSKA, Hannover

Mammal Review. Veröffentlicht für die Mammal Society von Blackwell Scientific Publications, Oxford, London, Edinburgh, Melbourne. Erscheinungsweise: Jährlich ein Band zu vier Heften.

Seit 1970 gibt es eine englischsprachige Säugetierzeitschrift, Mammal Review, das offizielle Publikationsorgan der Mammal Society. Diese Zeitschrift hat sich zur Aufgabe gestellt, weniger Originalarbeiten über Säugetiere zu veröffentlichen, als mehr in zusammenfassenden Berichten und Analysen den jeweiligen Stand der Säugetierforschung auf den verschiedensten Gebieten zu dokumentieren. Damit sollen auch den in der Säugetierforschung mitwirkenden Amateuren — deren Zahl in England erheblich ist — die neuesten Ergebnisse zugänglich gemacht werden. Mammal Review dient auch als Veröffentlichungsorgan für die auf den jährlichen Symposien der Mammal Society gehaltenen Vorträge bzw. deren Zusammenfassung. Die bisherigen Themen in Mammal Review sind weit gesteckt: Parasitische Protozoen frei lebender britischer Säugetiere, Variabilität und Säugetierpopulationen, Verbreitungskarten der britischen Säugetiere, zyklisch ablaufende Prozesse bei Säugetieren, Ökologie kleiner Nagetiere im tropischen Afrika, Möglichkeiten von Krankheitsübertragungen durch tote Säugetiere, Übersicht über Altersbestimmungsmethoden bei Säugetieren, Präputialdrüsen bei Säugetieren, und im letzten Heft Populationsdichtebestimmungen bei Nagetieren und radioaktive Markierung von Kleinsäugern. Begrüßenswert ist, daß nicht nur angelsächsische Arbeiten berücksichtigt werden. Es besteht kein Zweifel daran, daß diese Zeitschrift bald einen breiten Leserkreis finden wird.

H. REICHSTEIN, Kiel

Mammalia depicta

Beihefte zur „Zeitschrift für Säugetierkunde", herausgegeben von Prof. Dr. Dr. h. c. Wolf Herre, Kiel, und Prof. Dr. Manfred Röhrs, Hannover

„Mammalia depicta" ist eine Monographien-Serie über Säugetiere. Sie soll dazu beitragen, das verstreute Einzelwissen kritisch zu sichten und in biologischer Schau zusammenfassend darzustellen. Im Geiste moderner Systematik werden ferner Neubearbeitungen über geographische Variabilität und Stammesgeschichte einzelner Säugetierarten oder einander nahe verwandter Formen vorgelegt. Sämtliche zur Zeit lieferbaren und künftig erscheinenden Hefte der „Mammalia depicta" stehen als Beihefte zur „Zeitschrift für Säugetierkunde" den Mitgliedern der „Deutschen Gesellschaft für Säugetierkunde" mit einem Nachlaß von 20 % zur Verfügung.

1. Der Alpensteinbock in seinem Lebensraum

(Capra ibex L.). Ein ökologischer Vergleich. Von Dr. Bernhard Nievergelt, Zürich. 1966. 85 Seiten mit 40 Abbildungen und 13 Tabellen. Kartoniert 20,— DM

2. Der Blaubock

(Hippotragus leucophaeus Pallas, 1766). Eine Dokumentation. Von Dr. Erna Mohr. 1967. 81 Seiten mit 53 Abbildungen und 5 Tabellen. Kartoniert 32,— DM

3. Succession of Rodent Faunas During the Upper Pleistocene of Israel

Morphologie, Taxonomie und Systematik der Nagetierfauna in Israel während des Jüngeren Pleistozäns. Von Dr. Eitan Tchernov, Jerusalem. 1968. 152 Seiten, 130 Abbildungen und Diagramme, 40 Tabellen. Text in Englisch. Kartoniert 52,— DM

4. Das Sozialverhalten des Rehes

(*Capreolus capreolus* L.) Eine Feldstudie. Von Dr. Fred Kurt, Zürich. 1968. 2. neubearbeitete und erweiterte Auflage in Vorbereitung

5. Ecology and Behaviour of the Black Rhinoceros

(Diceros bicornis L.). A Field Study. Von Prof. Dr. Rudolf Schenkel, Basel, und Dr. Lotte Schenkel-Hulliger, Basel. 1969. 101 Seiten mit 26 Abbildungen und 7 Tabellen. Text in Englisch. Kartoniert 28,— DM

6. The Biology and Behaviour of the Reedbuck in the Kruger National Park

(Redunca arundinum Boddaert, 1785). Von Dr. Hartmut Jungius, Kiel, 1971. 106 Seiten mit 32 Abbildungen und 20 Tabellen. Text in Englisch. Kartoniert 34,— DM

7. The Population Dynamics of the Waterbuck in the Sabi-Sand Wildtuin

(*Kobus ellipsiprymnus* Ogilby, 1833). Von Harry John Herbert, Dett/Rhodesien. 1972. 68 Seiten mit 36 Abbildungen und 15 Tabellen. Text in Englisch. Kartoniert 34,— DM

8. Lebensweise und Bedeutung des Luchses in der Kulturlandschaft

dargestellt anhand der Ausrottungsgeschichte in der Schweiz. Von Dr. Kurt Eiberle, Zürich. 1972. 65 Seiten mit 11 Abbildungen und 4 Tabellen. Kartoniert 28,— DM

9. Zur Biologie des Damwildes

(*Cervus dama* L., 1758). Von Dr. Günther Heidemann, Kiel. 1973. 95 Seiten mit 27 Abbildungen und 4 Tabellen. Kartoniert 36,— DM

VERLAG PAUL PAREY · HAMBURG UND BERLIN




SMITHSONIAN INSTITUTION LIBRARIES
SMITHSONIAN INSTITUTION WASHINGTON D.C.


SMITHSONIAN INSTITUTION LIBRARIES
3 9088 00953 0965